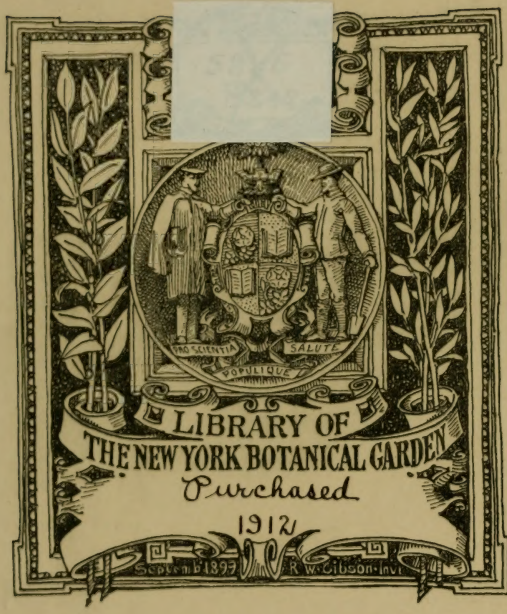

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1912
R. W. Gibson, Inv.

Das Leben der Pflanze

VI. Band

Das Leben der Pflanze

Mit zahlreichen Abbildungen im Text, Faksimiles, Karten und Tafeln

III. Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt
Pflanzengeographie
Die Pflanzenwelt der Tropen

von

Privatdozent Dr. W. Gothan, Privatdozent
Dr. R. Pilger und Prof. Dr. H. Winkler

Stuttgart
Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde
Geschäftsstelle: Franckh'sche Verlagshandlung
1913

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt
Pflanzengeographie
Die Pflanzenwelt der Tropen

von

Privatdozent Dr. W. Gothan, Privatdozent
Dr. R. Pilger und Prof. Dr. H. Winkler

Mit ca. 310 Abbildungen im Text, 9 farbigen und 17 schwarzen Tafeln nach Zeichnungen, Ölgemälden und Aquarellen von M. Biedermann, W. Jacobs, R. Oeffinger, Prof. Potonié, H. Wolf-Maage, sowie nach Photographien von Dr. M. Brandt, Geh.-Rat Dr. W. Busse, B. Dopfer, Prof. Dr. A. Ernst, R. E. Fries, Dr. W. Gothan, G. Hoffmann, Dr. J. Huber, Dr. Jensen, Dr. Kochan, Dr. Lohmeyer, Dr. Malguth, Dr. Muthmann, F. Nissen, J. von Oerben, Dr. B. Prell, Dr. E. Pribel, Dr. B. Reimann, Prof. Dr. F. Rosen, Prof. Dr. A. Schenk, Dr. Stellwaag, E. Vanhöffen, Dr. F. Vaupel, Prof. Dr. H. Winkler, P. Wolff u.a.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Stuttgart
Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde
Geschäftsstelle: Franckh'sche Verlagshandlung
1913

QK45
.F69
v.6

:: Copyright 1913 ::
by Franckh'sche Verlags-
:: handlung, Stuttgart ::
Alle Rechte vorbehalten

Inhaltsverzeichnis

Seite

Bilderverzeichnis zu allen drei Abteilungen VIII

1. Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt

von

Dr. W. Gothan

Privatdozent an der Bergakademie zu Berlin

Seite

Einleitung 5

I. Art und Erhaltung der fossilen Pflanzenwelt 9

II. Scheinbare pflanzliche Fossilien 15

III. Die geologischen Formationen 19

Seite

A. Das Paläozoikum der Pflanzenwelt . 25
1. Die Pflanzenwelt von den ältesten Schichten bis zum Devon 26
2. Die Pflanzenwelt der Steinkohlenformation (einschl. der des Rotliegenden) 34
3. Die Pflanzenwelt der eigentlichen Steinkohlenzeit 40
Allgemeines über diese Periode . . . 59

B. Das Mesozoikum der Pflanzenwelt . 66
Rückblick auf die mesozoische Flora . 84

C. Die Neuzeit der Pflanzenwelt (von der unteren Kreide bis heute) 87
Rückblick auf das Känozoikum der Pflanzenwelt 112

Verzeichnis einiger paläobotanischer Literatur 115

Die weiteren Inhaltsverzeichnisse siehe:

Seite VI: Abteilung Pflanzengeographie
Seite VII: Abteilung Pflanzenwelt der Tropen

Inhaltsverzeichnis

zur

2. Abteilung:

Pflanzengeographie

von

Dr. R. Pilger

Privatdozent an der Universität zu Berlin

Seite

Einleitung: Die heutige Flora als das Produkt ihrer Entwicklung 119

I. Die Besiedelung des Standortes und die Veränderung der Vegetation; Inselfloren 121

Seite

1. Veränderung von Formationen . 121
2. Einwanderung von Adventivpflanzen und Ankömmlingen 122
3. Besiedelung von Neuland . . . 124
4. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen . 126
5. Inselfloren 135
6. Endemismus 139
7. Die Tätigkeit des Menschen 142

II. Die Geschichte der Pflanzengeographie und die Entwicklung ihrer Zweige . . 145

III. Die Pflanzenformationen auf biologischer Grundlage 151

Seite

Einleitung 151
A. Xerophile Formationen 154
1. Wüsten und wüstenähnliche Formationen 154
2. Savannen 167
3. Steppen 171
4. Die Macchie 173
5. Heide 174
B. Halophile Formationen 176
C. Hygrophile Formationen (Wasser- und Sumpfgewächse) 181
D. Der tropische und subtropische Regenwald 193
E. Laub- und Nadelwald der gemäßigten Zonen 201
1. Nadelwälder 203
2. Laubwälder 207
F. Die Flora der Hochgebirge 212
G. Die Flora der Arktis 233

IV. Bemerkungen zur Entstehung der Florenreiche 238

Literaturverzeichnis 524

Inhaltsverzeichnis

zur

3. Abteilung:

Die Pflanzenwelt der Tropen

von

Professor Dr. H. Winkler

Privatdozent an der Universität in Breslau

Seite

Einleitung 247

I. **Abgrenzung des Gebietes** (Die Klimazonen der Erde) 248

II. **Die für die Vegetation wichtigsten Züge des Tropenklimas** 251

Seite

a) Die Temperatur 251
b) Das Licht 257
c) Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit 271

III. **Die Periodizität der Vegetation in den Tropen** 308

IV. **Der Einfluß der Bodenverhältnisse auf die Vegetation der Tropen** 332

V. **Die biotischen Faktoren** 336

Seite

a) Phytobiotische Faktoren 337
1. Stützhilfe unter den Pflanzen 337
2. Epiphytismus 349
3. Parasitismus 367
b) Zoobiotische Faktoren 372
1. Tierische Schädlinge 372
2. „Tierfressende" Pflanzen 375
3. Mutuelle Symbiose zwischen Tieren und Pflanzen 378
4. Ameisen und Pflanzen 383

VI. **Charakterformen unter den tropischen Pflanzen** 398

Seite

1. Zellenpflanzen 398
2. Farne und Gymnospermen . 399
3. Monokotyledonen 406
4. Die Dikotyledonen 430
5. Der tropische Laubbaum 443

VII. **Die tropischen Pflanzenformationen** 452

Seite

a) Die Gehölze 452
1. Die Mangrove 452
2. Der immergrüne Regenwald . 464
3. Der Bambuswald 476
4. Der Monsunwald 477
5. Der Trockenwald 480
b) Das Grasland 486
1. Die Savanne 488
2. Die Steppen 493
c) Die Wüsten 495
d) Die alpine Pflanzenformation der Tropen 500
e) Die Vegetation des Strandsandes . . 504
f) Die tropische Wasser- und Sumpfvegetation 506
g) Veränderung der Formationen . . . 511

Nachwort 515
Literaturverzeichnis 516

Bilder-Verzeichnis.

Farbendrucktafeln

Seite

Waldmoor der Steinkohlenzeit 48
Vegetationslandschaft aus der rhätischen Periode des Mesozoikums 80
Vegetationslandschaft der Oligozänlandschaft unserer Breiten 97
Tumboa Bainesii in der Wüste von Südwestafrika 168
Tropische Nymphäazeen mit Victoria Regia 192
Grenzen und Pflanzenformationen der Tropenzone 248
Alpine Savanne am Kilimandjaro 288
Urwald auf der malaiischen Halbinsel 472
Baritofluß in Borneo mit schwimmender Vegetation 480

Schwarze Tafeln

Seitenansicht des großen Stigmaria mit Stamm 40
Gruppe von verkieselten Stämmen 56
Bennettitazeen 72
Graphische Darstellung des Auftretens und Verschwindens der wichtigsten Pflanzengruppen 112
Calamus im Tropenwald von Queensland 194
Ein Ficus-Baum im Tropenwalde von Queensland 200
Pinus maritima auf Korsika 208
Arvenbäume auf der Riffel-Alp bei Zermatt 216
Urwaldszenerie aus der Kameschlucht 264
Malaiische Flußlandschaft 272
Victoriasee bei Muanza mit Schilfvegetation 304
Ficus Benjamina mit Säulenwurzeln 352
Partie aus dem botanischen Garten in Buitenzorg 408
Kakteen 432
Xylocarpus granatum, Mangrovebaum mit senkrecht aufstrebenden Atemwurzeln 448
Wüste am Suezkanal mit Artemisia-Büschen 496
Senecio Johnstoni am Kilimandjaro 504

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt

von

Dr. W. Gothan

Einleitung.

Keine Historie ist so großartig, so eindrucksvoll und erschütternd und anderseits so schwierig zu lesen und zu verstehen wie diejenige, die unsere Erde selber in dem, was wir im weitesten Sinne als „die Natur" bezeichnen, in den Erscheinungen der Organismenwelt, der Gesteine, der Oberflächenformen niedergelegt hat. Die Natur hat ihren Werdegang nicht wie die Historiker, wie Menschenhand überhaupt in mehr oder weniger deutlichen und lesbaren Lettern ihren Gebilden aufgeschrieben, mit deren Entzifferung die Geschichte der Natur gelöst werden könnte; die verschiedenen Gebilde der Natur selbst sind die Lettern, die gelesen werden wollen. Jede Letter aber erfordert zu ihrer Entzifferung eine oft ungeheure, oft jahrzehntelange und noch längere Beschäftigung mit ihr, und auch dann kommen noch oft Mißdeutungen zustande, deren Ausmerzung oft ebensolange dauert, besonders wenn die Mißdeutung von Autoritäten ausgegangen war. Und wenn dann mehrere Lettern beisammen sind, dann heißt es, ein Wort daraus formen und aus den Worten Sätze und so allmählich das einzelne zu einem organischen Ganzen zusammenfügen. Vieles rätselhaft Gewesene liegt schon, teils durch Genie einzelner Erwählter der Menschheit, teils durch glückliche Zufälle seines Rätselhaften entkleidet, vor uns. Und doch, wenn auch schon viel geleistet wurde, wie viel Unbekanntes, Geahntes und Ungeahntes verbirgt sich noch unsern Blicken oder ist unserem Verständnis noch unzugänglich!

Das alles gilt insbesondere für die Vorgeschichte der Erde und daher auch für die Vorgeschichte der Lebewesen, die sie heute bevölkern, der Pflanzen- und Tierwelt. Die Schwierigkeiten, die sich dem Forscher bei der Erforschung der Geschichte der Vergangenheit der Erde und ihrer Lebewesen bieten, sind besonders groß, weit größer als diejenigen, die sich dem das Gegenwärtige Untersuchenden entgegenstellen. Das Gegenwärtige aber ist durch das Vergangene, das Heute ist der momentane Abschluß einer seit undenklichen Zeiten fortgehenden Entwicklung, und so kann das Jetzt nur verstanden werden durch das Früher, auf dem es ruht. Um aber die Entwicklung des Früher uns näher zu bringen, die wir ja nicht mehr erschauen können, die wir also durch Vernunft-, und zwar besonders Analogieschlüsse aus dem vor unsern Augen Werdenden zu begreifen suchen, müssen wir anderseits von dem Jetzt ausgehen, von den Erscheinungen und Gebilden, die wir noch heute vor unsern Augen entstehen sehen, und deren Entwicklungsgang und Eigenheiten wir durch genaues Studium bis in alle Einzelheiten kennen lernen können. Je besser man, kurz gesagt, die rezenten Verhältnisse und Bildungen kennt, desto leichter wird man in das Verständnis der früheren, zum Teil unendliche Zeiträume zurückliegenden *analogen* Vorgänge und Gebilde eindringen. Es besteht also mit andern Worten zwischen der Wissenschaft der rezenten Organismen und Bildungen (wir haben leider kein Wort für beides zusammen) ein gewissermaßen reziprokes Verhältnis: das Verständnis des einen beruht auf dem des andern, wie das des andern auf dem des einen.

AUG 31 1912

Der Grundsatz, daß man, um das Vergangene zu verstehen, von dem Gegenwärtigen ausgehen muß, ist heute einer der wichtigsten Grundsätze der Wissenschaft, die sich mit der Erdgeschichte befaßt, der Geologie. Man muß daher bemüht sein, zu den uns durch diese Wissenschaft vermittelten Dingen aus längst vergangenen Erdperioden in der gegenwärtigen Lebewelt, in den vor unsern Augen auf der Erdoberfläche sich abspielenden Vorgängen entsprechende Erscheinungen, Analoga, zu finden. Dies ist oft sehr schwer, da einerseits die Lebewesen der Vorzeit von den heutigen zum Teil sehr große Abweichungen zeigen, und weil anderseits z. B. die im Laufe der Zeiten fest gewordenen Gesteine von den ihnen entsprechenden heutigen Materialien, die sich uns als lockere Bodenarten darstellen, äußerlich so ganz verschieden sind. Das Beiwerk, das Akzessorische, mag es sich unsern Augen durch seine Auffälligkeit oft auch noch so sehr aufdrängen, von dem Wesentlichen oder Prinzipiellen zu trennen und dieses als Kern der Sache zu erfassen, ist dann eine weitere Aufgabe der Forschung. —

Wir haben uns im folgenden besonders mit der Geschichte der Vorzeit des Pflanzenreiches zu beschäftigen und einerseits die Formen der Flora der Vorwelt und ihre Beziehungen zur jetzigen Pflanzenwelt kennen zu lernen, anderseits auch die Rolle zu betrachten, die die ausgestorbene Pflanzenwelt bei der Zusammensetzung der Erdkruste und in der Erdgeschichte überhaupt spielt. Bei den engen Zusammenhängen, den vielseitigen Beziehungen, die die heutige Pflanzenwelt mit der früheren zum großen Teil hat, sowohl in entwicklungsgeschichtlicher wie auch in pflanzengeographischer Hinsicht, kann ein großes botanisches Werk heute ohne eine Darstellung der Pflanzenvorwelt nicht mehr auskommen. Wenn die Paläobotanik (Paläophytologie), wie man die damit sich befassende Wissenschaft nennt, früher nicht in der nötigen Weise von den Botanikern berücksichtigt wurde — bei vielen geschieht dies auch heute nur dürftig —, so hat das zum Teil einen ganz äußerlichen Grund, nämlich den, daß das Studium der fossilen Pflanzen von geologischer Seite ausging, die zwar früh mit der Zoologie die nötige Fühlung nahm, nicht aber mit der Botanik, so daß die Paläobotanik durch Dilettantenarbeit sehr gehindert worden ist.

Bevor wir zur Schilderung der zum Teil höchst eigenartigen und so interessanten vorweltlichen Flora übergehen, müssen wir uns über die Art und Weise unterrichten, in der uns die Reste, die uns von dieser Pflanzenwelt aufbewahrt sind, innerhalb der Erdschichten erhalten sind. Die Kenntnis der Erhaltungsarten ist von großer Bedeutung für die Paläobotanik, da sie gestattet, die Reste richtig zu bewerten und über etwa vorzunehmende Präparationsmethoden Entscheidung zu treffen, ferner aber vor nur allzu häufig selbst anerkannten Autoritäten unterlaufenen Täuschungen zu schützen. Letzteres gilt besonders von den sog. Scheinfossilien (Pseudofossilien), die meist Gebilde ganz unorganischer Entstehung und doch äußerlich so organismenähnlich sind, daß der nicht Eingeweihte oft eine rein mechanische oder chemische Ursache kaum dahinter vermuten würde. Die großen Irrtümer, die die Verkennung dieser Bildungen in die Wissenschaft hineingetragen hat und durch die der erste, von W. Ph. Schimper verfaßte Teil der Paläophytologie in Zittels weltberühmtem Handbuch der Paläontologie entstellt ist, zwingen uns, auch über diese Gebilde ein Kapitel einzuschieben. Vorerst noch einige geschichtliche Bemerkungen.

Fossile Pflanzen sind seit sehr langer Zeit bekannt; wahrscheinlich kannten schon einige der alten griechischen Philosophen solche. Bekannter als Pflanzenversteinerungen waren allerdings tierische; man hielt jedoch diese sowohl wie jene nicht für Reste von Organismen, sondern für zufällige Gebilde der Natur: „Naturspiele" (lusus naturae). Die Übermacht der aristotelischen Lehren und überhaupt der griechischen Philosophie im Mittelalter brachte es mit sich, daß während dieser Zeit, wo die Geisteskraft vieler bedeutender Männer sich an der Büchergelehrsamkeit der Scholastik erschöpfte, ein nennenswerter Fortschritt nicht zu verzeichnen war. Immerhin waren manchen Beobachtern die Fossilien doch zu auffällige Gebilde, als daß man sie einfach mit dem Wort „Naturspiele" abtun konnte. Avicenna, ein arabischer Arzt im 11. Jahrhundert n. Chr., verfiel auf die sonderbare Annahme, daß die Natur bei der Schaffung dieser Gebilde zielbewußt beteiligt gewesen sei, indem sie zwar einen ihr innewohnenden Trieb (vis plastica), aus Unorganischem Organisches zu erzeugen, betätigte und so äußerlich organischen Wesen ähnliche zustande brachte; die vis plastica habe aber sozusagen nicht ausgereicht, den Gebilden auch Leben einzuhauchen, es sei also bei der äußeren Gestalt geblieben. Diese Anschauung finden wir sogar noch bei dem berühmten Agricola (gest. 1555), dem Vater der Mineralogie, und dem fast ebenso bekannten Gesner, der ebenfalls über Versteinerungen Bücher geschrieben hat. Zu dessen Zeit war aber bereits anderweitig von einigen Forschern die wahre Natur der Versteinerungen richtig erkannt worden, nämlich von dem genialen, so vielseitigen Leonardo da Vinci und dessen Landsmann Fracastro, ferner von dem französischen Gelehrten Palissy. Es würde uns zu weit führen, wenn wir auch nur eine größere Anzahl der Forscher der darauf folgenden Zeit, die sich mit Fossilien, insbesondere mit fossilen Pflanzen befaßt haben, nennen wollten; wir beschränken uns darauf, einige besonders markante Erscheinungen herauszugreifen. Wir nennen zunächst den großen Leibniz, ferner Luidius, einen englischen Gelehrten, der in seinem Werk Ichnographia Lithophylacii britannici ꝛc., das im Jahre 1699 erschien, so gute Abbildungen von Versteinerungen pflanzlicher Natur hat, daß man sie z. T. heute danach bestimmen kann. Das gleiche gilt auch von dem berühmten Scheuchzer, dessen Herbarium diluvianum (1709) weltbekannt ist. Der Name diluvianum bezieht sich auf das Wort diluvium, d. h. dort: Sintflut, und zwar rührt der Zuname dieses „Herbarium" daher, daß man die Einbettung der untergegangenen Organismen in den Erdschichten mit der biblischen Sintflut in Verbindung brachte. Der Name diluvium ist dann für die letztvergangene Eiszeit von den Geologen angenommen worden. Von Schriftstellern aus demselben Jahrhundert wie Scheuchzer nennen wir noch Chr. Fr. Schultze, der sich bereits über die Art der Versteinerungen von Holzresten eingehend äußerte (1754), ferner G. A. Volkmann (Silesia subterranea. d. h. das unterirdische Schlesien, 1720), Mylius (Saxonia subterranea, das unterirdische Sachsen, 1720) und besonders das prächtig illustrierte (handkolorierte!) Werk von Knorr und Walch: Naturgeschichte der Versteinerungen zur Erläuterung der Knorrischen Sammlung von Merkwürdigkeiten der Natur (1750—1771). Auch der vielseitige Linné darf hier nicht vergessen werden.

Da damals Farbendruckverfahren fast gar nicht ausgeübt wurden, so finden wir auch die Werke der nun folgenden Forscher, mit denen die eigentliche wissenschaftliche

Periode der Paläobotanik beginnt, zum Teil mit Handkolorierung versehen. Das gilt besonders von dem Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt seitens des Grafen Caspar von Sternberg, die in den Jahren 1820—1838 erschien, ungefähr gleichzeitig mit dem großangelegten, leider nicht ganz vollendeten, genialen Werk des berühmten Ad. Brongniart in Paris: Histoire des végétaux fossiles (1828—1838), dem er im Jahre 1822 und 1828 eine Klassifikation und einen Prodrome (Vorläufer) vorausgesandt hatte. Nicht unerwähnt bleiben dürfen die Werke des Barons von Schlotheim, der bereits im Jahre 1804 die „Beschreibung merkwürdiger Kräuterabdrücke usw." erscheinen ließ, der später die Petrefaktenkunde folgte (1820). Im 19. Jahrhundert tritt dann in der paläobotanischen Forschung ein großer Aufschwung ein, wenigstens was die Zahl der Arbeiten anlangt, mit denen die positiven Fortschritte meist leider nicht im Verhältnis stehen. Wir nennen die Namen H. R. Göppert, H. B. Geinitz, W. Ph. Schimper, besonders A. Schenk in Leipzig, der auch den größeren, trefflichen Teil der Paläophytologie in Zittels großem Handbuch der Paläontologie verfaßt hat, ferner in neuerer Zeit R. Zeiller in Paris, A. G. Nathorst in Stockholm, Scott, Seward in England, Potonié in Berlin u. a. mehr.

Obwohl also, wie man sieht, die Beschäftigung mit der vorweltlichen Flora weit zurückgeht, ist doch in der Erforschung der ausgestorbenen Pflanzenwelt noch so viel zu tun, daß man ohne Übertreibung sagen kann, die Paläobotanik steckt noch in den Kinderschuhen, und im Gegensatz zu vielen anderen Wissenschaften, in denen schon sehr viel geleistet und gefördert ist, bleibt in der Paläobotanik noch sehr viel zu tun übrig. Zwar ist die Literatur in dieser Wissenschaft so groß wie in jeder anderen, aber es ist zu viel Dilettantenhaftes, mehr oder weniger Wertloses darunter, so daß die bisherigen Erfolge in keinem Verhältnis zu dem Umfang der Literatur stehen. Anderseits ist es bei einer noch so ergiebigen Wissenschaft begreiflich, daß in einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum so viel Neues zutage gefördert wird, daß die Anschauungen über manche Probleme und Dinge in verhältnismäßig kurzer Zeit ein sehr verändertes Gesicht erhalten, so daß man z. B. aus der großen Paläophytologie von Schenk (1890) heute kein zeitgemäßes Bild von dem Stande der Wissenschaft mehr erhält.

Die verdienstvollsten Leistungen in der Paläobotanik sind von botanischer Seite vollbracht worden, entweder von reinen Botanikern oder von botanisch ausreichend geschulten Forschern. Der geniale Brongniart, einer der Schöpfer des natürlichen Pflanzensystems, Sternbergs Mitarbeiter Presl und Corda, Lindley in England, Schenk, Solms-Laubach, Zeiller, Nathorst, Potonié u. a. sind Botaniker. Es liegt jedoch in der Natur der Sache, daß zunächst von geologischer Seite das Studium der fossilen Flora in die Hand genommen wurde, da die fossilen Pflanzenreste ja in den Erdschichten eingebettet sind und demnach zunächst den Geologen in die Hände gerieten. In neuerer Zeit aber hat die Paläobotanik immer mehr mit der Botanik Fühlung genommen, wie das im Interesse und nach der Natur der Sache durchaus wünschenswert ist.

I.

Art und Erhaltung der fossilen Pflanzenwelt.

In der Paläobotanik begegnet der Forscher Schwierigkeiten und Aufgaben, die der Botaniker, der sich mit lebendem Pflanzenmaterial befaßt, gar nicht kennt; diese Schwierigkeiten liegen in der Natur der Sache. Während wir z. B. von einem heutigen Baum zur Untersuchung alles erhalten können, was wir wollen, Holz, Rinde, Blätter, Blüten, Frucht, während uns kurzgesagt bei lebenden Pflanzen das ganze Objekt in allen seinen Einzelheiten zugänglich ist, liegt die Sache bei den fossilen Pflanzen ganz anders. Es ist der Natur der Sache nach so gut wie ausgeschlossen — um bei dem Beispiel des Baumes zu bleiben —, daß ein solcher im ganzen, mit seinen Blättern, Blüten usw., derartig in die Erdschichten hineingerät, daß sich das Objekt als Ganzes erhält. Und selbst wenn dies der Fall wäre, wenn z. B. durch einen Zufall der Baum im Schlamm versänke, so wird man doch nach so und so vielen Jahrtausenden vielleicht nur noch Reste des Holzes bemerken, während die empfindlicheren Teile verwest sind. Das Gewöhnliche und in der Natur der Sache Liegende ist vielmehr, daß die einzelnen Teile an verschiedenen Stellen oder überhaupt nur gewisse Teile erhalten bleiben. Die Blätter werden von vielen Bäumen periodisch abgeworfen, ebenso die Früchte; diese bleiben daher meistens erhalten, und besonders die Blätter, die in Masse am Schlusse der Vegetationsperiode oder bei immergrünen Bäumen fortlaufend regelmäßig zu Boden fallen, werden leicht eingebettet. Sie erhalten sich daher leicht als Fossilien und finden sich oft massenhaft in den Erdschichten eingeschlossen. Früchte sind schon seltener, wohl weil die Samen, auf den Boden gelangt, später auskeimen, und weil viele Früchte und Samen von der Tierwelt als Nahrungsmittel begehrt sind. Auch der Stamm erhält sich oft, sei es in kohliger, sei es in anderer Weise; hierüber folgt später Näheres. Die Folge dieser Verhältnisse ist also kurz die, daß man die einzelnen Teile der Pflanzen nicht oder nur äußerst selten noch in Zusammenhang miteinander findet, so daß der Forscher vor die Aufgabe gestellt ist, aus einem Torso der Pflanze das ganze Objekt zu erkennen, z. B. nach einem Blatt die Pflanze zu bestimmen, von der es abstammt. Würde man ohne nähere Hinweise einem Botaniker das zumuten, so würde er oft genug auf ein solches Unterfangen verzichten, und das ist natürlich, denn bei dieser Sachlage ist ein großer Teil der uns von der früheren Pflanzenwelt erhaltenen Reste überhaupt unbestimmbar, d. h. ihrer Natur und ihrer systematischen Stellung nach nicht deutbar. So selbstverständlich der letzte Satz klingt, so wird er doch oft und immer wieder von den sich mit solchen Untersuchungen Befassenden vergessen oder nicht beachtet.

Was also dem Botaniker als etwas Selbstverständliches geliefert wird, die Gesamtheit der zu untersuchenden Pflanze, das muß der Paläobotaniker erst durch oft mühsame Untersuchung — und häufig ist diese doch noch erfolglos — zusammenfügen, rekonstruieren. Dennoch ist im Lauf der Zeit schon viel in dieser Richtung geschafft worden, wie man z. B. aus den idealen Vegetationsbildern (s. die farbigen Tafeln) sieht, zu denen Rekonstruktionen von längst ausgestorbenen Gewächsen verwendet sind. Aber die Schwierigkeiten für die Paläobotanik in dieser Richtung sind damit noch nicht erschöpft. Nicht nur, daß die Zusammenfügung der einzelnen, isolierten Teile zu der

ganzen Pflanze zu vollführen ist — die einzelnen Teile selbst machen in ihrer Erkennung Schwierigkeiten; ein und derselbe Teil derselben Pflanzenart hat oft in fossilem Zustande ein so verschiedenes Aussehen, daß zunächst niemand auf den Gedanken kommen würde, in den so abweichenden Stücken dasselbe Objekt vor sich zu haben. Wie soll man z. B. zunächst ahnen, daß Knorrien, Lepidodendronstämme usw. (Abb. 23 u. 46) von einem und demselben Teil einer Pflanze stammen! Und doch ist das über allen Zweifel sicher.

Bei einem so verschiedenen Aussehen derselben Objekte kann es daher den Forschern in keiner Weise verdacht werden, wenn sie in diesen Objekten verschiedene Pflanzen sahen und diese demgemäß mit verschiedenen Namen belegten. Diese abweichende Form identischer Objekte rührt davon her, daß dasselbe Objekt in verschiedener Erhaltungsweise, verschiedenen Erhaltungszuständen vorliegen kann; bei manchen Gewächsen treten solche Erhaltungszustände in großer Regelmäßigkeit und Häufigkeit auf. Was hiermit gemeint ist, kann man sich an lebenden Objekten leicht klarmachen. Wenn man draußen in Wald und Feld spazierengeht und beispielsweise die niedergefallenen Holzstücke betrachtet, so bemerkt man — das weiß ja jeder —, daß sie häufig ihre Rinde verlieren, oder daß das Mark z. B. bald herausfault usw. Gesetzt nun den Fall, von diesen Objekten kommt etwas zur Einbettung in Tonschlamm oder Sand usw. und zur Erhaltung als Fossil, so hat man schließlich, wenn man später die „Fossilien" findet, äußerlich ganz Verschiedenes vor sich: das eine Stück war schon sehr morsch und sank bald in den einbettenden Schichten in sich zusammen; dieses finden wir dann in Gestalt eines länglichen Stückes Kohle. Bei einem andern hat sich die Außenskulptur der Rinde in den Schlamm, der später natürlich steinfest wird, abgedrückt; bei einem dritten, das entrindet war, die Außenskulptur des Holzkörpers; bei einem weiteren wurde der Markhohlraum mit Schlamm ausgefüllt, und wir haben dann einen Ausguß des Markkörpers vor uns usw. Man kann sich dies z. B. sehr leicht an einem Stück Holunderholz oder dgl. experimentell klarmachen. Namentlich Ausgüsse von Markhöhlungen spielen in der Paläobotanik eine hervorragende Rolle, ja sie treten bei manchen Gewächsen wie den Kalamariazeen mit einer so erstaunlichen Regelmäßigkeit auf, daß sie die Hauptmasse der Reste dieser Pflanzen bilden. Man bezeichnet die Ausfüllung eines durch ein Fossil (durch Wegfaulen usw.) entstandenen Hohlraumes mit nachträglich eingedrungenem Schlamm oder anderen Stoffen, die nunmehr natürlich in steinfester Beschaffenheit vorliegen, als Steinkerne, spricht also von Marksteinkernen usw. Meist verschwindet z. B. von dem Stamm oder, was es sein mag, nicht die ganze organische Substanz, sondern nur ein Teil, nämlich derjenige, dessen Partie nunmehr von dem Steinkern eingenommen wird; der erhaltene organische Rest umgibt dann den Steinkern mit einer mehr oder minder dicken Kohlenrinde (vgl. z. B. Abb. 44) wie gewöhnlich bei den schon genannten Kalamiten. Zu den Steinkernen gehören auch die gefürchteten sog. Sargdeckel oder Kessel der Bergleute. Es sind dies kegelförmige bis zylindrische Steinblöcke in dem „Hangenden" der Kohle, wie der Bergmann das über einem andern Gestein befindliche, auflagernde Gestein nennt. Diese Blöcke rühren her von den Stümpfen der mächtigen karbonischen Bäume, die bei der Bedeckung des Steinkohlenmoors in die Luft ragten und dann mit Schlamm ausgefüllt wurden — bis auf ziemlich geringe Reste des Stammes, die nun in Gestalt einer dünnen Kohlenrinde die Steinkerne der Stümpfe umhüllen und den schweren

Blöcken nur geringen Halt gewähren, so daß diese leicht plötzlich herunterfallen und den darunter Befindlichen zerquetschen. Deswegen muß im Bergbau für sorgsame Stützung des durch Fortnahme der Kohle freigelegten Hangenden gesorgt werden.* Stehen die Steinkerne mehr oder minder senkrecht zu den Schichtungsflächen, so zeigen sie sich meist rund und voll, der Form des entsprechenden Gewächses ähnlich; liegen sie dagegen in der Richtung der Schichtflächen, so sind sie flach zusammengesunken, „plattgedrückt", wie man meist liest. Es ist jedoch ein großer Irrtum, wenn man annimmt, daß erst der „Gebirgsdruck" diese Deformation bewirkt habe; die platte Form (siehe z. B. S. 53) rührt vielmehr in den allermeisten Fällen von freiwilligem Zusammensinken der eingebetteten, durch den Zersetzungsprozeß stark erweichten Pflanzenteile her; Schilfstengel usw. findet man in Torflagern u. a. schon in den obersten Torflagen flach zusammengedrückt, ebenso Holzteile usw., obwohl hier von einem nennenswerten Gebirgsdruck keine Rede sein kann.

Während man den Steinkernen die Herkunft von Pflanzen ohne weiteres ansieht, da sie deren Form mehr oder weniger beibehalten haben, ist dies bei der Erhaltung der Pflanzen als Kohle nicht der Fall. Wir werden uns hier nicht näher über die Entstehung der Kohlenlager auslassen, sondern dies bei der Darstellung der Vegetationen der einzelnen Perioden tun, die diese Kohlen geliefert haben, hier dagegen nur einige allgemeine Bemerkungen machen. Wie jeder weiß, zeigt besonders die homogene Steinkohle äußerlich keine Spur pflanzlicher Struktur; daß sie aber aus nach Art unserer Torflager angehäuften Pflanzenresten entstanden ist, steht über allem Zweifel. Man kann sich von der Zusammensetzung der Kohle aus Pflanzen trotz dieser äußeren Homogenität leicht überzeugen. Zunächst kommen in der Kohle selbst gelegentlich, wenn auch selten, noch „Abdrücke" von Pflanzenresten vor; ferner findet sich in der Kohle sehr gewöhnlich etwas Holzkohle (Rußkohle, Faserkohle), deren Entstehung zum Teil auf frühere Brände zurückgeht. Diese zeigt unter dem Mikroskop ohne weiteres ihre pflanzliche Herkunft, da sie noch die einzelnen Pflanzenzellen mit deutlicher Skulptur erkennen läßt, wie ein unvollständig verbrannter, holzkohliger Streichholzrest. Schwieriger ist der homogenen Hauptmasse der Kohle beizukommen; hier wendet man sogenannte Mazerationsmethoden an; man behandelt die Kohlenbröckelchen mit oxydierenden und bleichenden Agenzien (wie chlorsaures Kali und Salpetersäure oder Eau de Javelle u. a.), worauf man unter dem Mikroskop nunmehr ebenfalls, meist in Menge, noch die Reste der Gewebe der Pflanzen sieht, die die Kohle zusammensetzten.

Das eben Gesagte gilt nur für größere Quantitäten Kohle, zu deren Entstehung oft Pflanzen verschiedener Art beigetragen haben, also in erster Linie für die Kohle der eigentlichen Kohlenlager. Weit einfacher ist die Erkennbarkeit der pflanzlichen Herkunft bei den sogenannten Abdrücken. Hier sind einzelne Pflanzenteile oder -reste in Ton oder Sand usw. eingebettet worden, und diese haben nun ihrerseits zwar denselben Kohlungsprozeß durchgemacht wie die größeren Pflanzenmassen der Kohlenlager, näm-

* Dem Laien wird es vielleicht zunächst merkwürdig erscheinen, daß sich die Bäume hier meistens in so kurzen Stümpfen erhalten, doch ist dies eine ganz allgemeine Erscheinung; in Torfmooren untergegangene Wälder, die Braunkohlenmoorwälder zeigen übereinstimmend diese Eigentümlichkeit, die meist mit der momentanen Wasserhöhe oder Torfhöhe zusammenhängt, die die untersten Teile der Bäume einhüllte und vor Verwesung schützte.

lich den Prozeß der Inkohlung*, haben aber ihre äußere Gestalt und Eigentümlichkeit in dem einhüllenden Schiefer usw. bewahrt, so daß sie besonders bei der schwarzen Farbe der Kohle oft sehr auffällige Objekte bilden. Der Ausdruck: Abdruck ist daher eigentlich falsch; schlägt man ein Gesteinstück, das Pflanzen enthält, auseinander, so erhält man auf der einen Platte die Pflanze selbst, jetzt in Form einer dünnen Kohlenlage dem Gestein aufliegend, während nur die andere Platte einen wirklichen Abdruck der Pflanze aufweist. Die Kohle ist auch bei dieser Erhaltungsart natürlich homogen und zunächst ohne Struktur, man kann aber oft die feinsten Einzelheiten der Blätter usw., wie Aderung, Zähnelung, noch bequem wahrnehmen; ja oft kann man durch Behandlung der Kohle mit Mazerationsmitteln noch anatomische Einzelheiten der Objekte herausbringen (Abb. 1). In der Regel bekommt man befriedigende Ergebnisse auf solche Weise nur bei den Hautgeweben der Pflanzen, die sich einer besonders großen Widerstandsfähigkeit in chemischer Hinsicht erfreuen; die Epidermis, die Oberhaut der Blätter usw. ist verkorkt, und die daraus folgende chemisch größere Resistenz äußert sich bei der fossilen Erhaltung in sehr deutlicher Weise. Sehr oft findet man sogar, besonders wenn es sich um Pflanzen mit dickerem Hautgewebe wie Zykadeen u. a. handelt, überhaupt bloß das Hautgewebe erhalten; besonders auffällig ist in dieser Beziehung die sog. Hautkohle aus der Steinkohlenformation Rußlands, eine in feine einzelne dünne Blättchen zerfallende Kohle, die aus lauter Hautgewebestücken einer karbonischen Baumgattung Bothrodendron (S. 29) besteht. Auch Pollen und Sporen, deren Außenhaut noch durch Harz- und Wachsstoffe besonders widerstandsfähig ist, erhalten sich leicht fossil; bei der bedeutenderen Größe z. B. der Sporen der karbonischen Lepidophyten sind jene schon mit bloßem Auge auffällig (bis über 1 mm groß). Im Perm Australiens

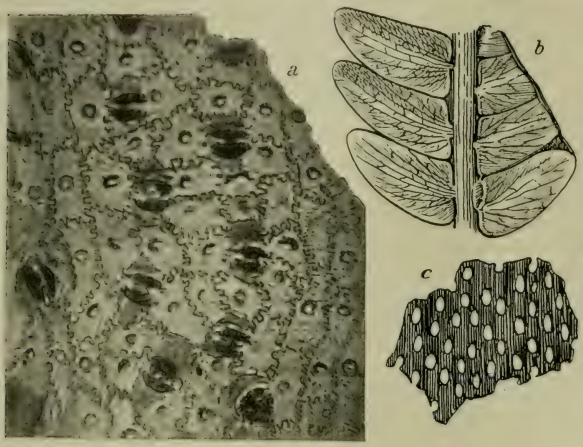


Abb. 1.
a u. b. Dictyozamites-Blatt aus dem Mesozoikum. a = Epidermis mit Spaltöffnungen usw., durch Mazeration erhalten. (Nach Nathorst und Seward.) c = Bothrodendron-Haut aus dem Karbon Rußlands. a stark vergrößert.

* Man muß nach Potonié unterscheiden zwischen Inkohlung und Verkohlung; der erstere Ausdruck bezeichnet die Summe der Zersetzungsprozesse, die bei der Kohlenwerdung der Pflanzenreste vor sich gehen wie bei der Vertorfung; Verkohlung, bei der Brauderscheinungen die Ursache bilden, liefert ein völlig entgastes Produkt, also sofort wie im Kohlenmeiler praktisch reinen Kohlenstoff (bis auf den geringen Aschengehalt); hierher gehört z. B. die schon erwähnte Holzkohle, ferner natürlicher Koks, wie er bei Durchbrüchen von vulkanischem Gestein durch Kohle entsteht, usw.

wurde ein Gestein, namens Tasmanit, abgebaut, in dem sich so massenhaft derartige Sporen oder Pollen befanden, daß eine Ausbeutung auf Paraffin und Öle lohnte; in gleicher Weise werden gelegentlich jüngere derartige Bildungen benutzt, wie der Pollentorf (Fimmenit) mit seinen zahllosen Betulazeenpollen.

Für den Botaniker ist die wichtigste Erhaltungsart der pflanzlichen Fossilien oft die *echte Versteinerung* (Intuskrustation), die gestattet, die anatomischen Verhältnisse längst ausgestorbener Gewächse, die vor Millionen und aber Millionen das Pflanzenkleid der Erde bildeten, in ausgezeichneter Weise, zum Teil so gut wie an lebendem Material, zu studieren. Um diesen Erhaltungszustand zu verstehen, müssen wir etwas weiter ausholen. Es ist eine altbekannte Tatsache, daß in Lösung befindliche Minerale (Salze, Alaun ꝛc.) sich mit Vorliebe an einem in der Lösung befindlichen *heterogenen Bestandteil* niederschlagen; dieses Verhalten macht man sich zunutze, indem man Bindfäden oder dgl. in die Lösungen legt, an denen sich die Salze niederschlagen. Ein ähnlicher Prozeß geht auch dann vor sich, nur sehr viel langsamer, wenn man die Lösung mit irgendwelchen geeigneten Mitteln eindickt, z. B. mit Ton oder Sand. Ähnliche Bedingungen sind in der Natur ungemein häufig gegeben; die meisten Sande, Tone, Mergel usw. enthalten ein oder mehrere Mineralien in — wenn auch sehr verdünnter — Lösung, und sehr oft enthält dieses homogene Muttergestein heterogene Bestandteile in Gestalt von Fossilien; in und vorzugsweise um diese schlägt sich dann das gelöste Mineral nieder (oder Umsetzungsprodukte von diesem). So entstehen, meist unter Verfestigung des Muttergesteins, Ausscheidungen, die die Fossilien einhüllen. Beim Aufschlagen dieser Konkretionen (Inkrustate usw.) findet man dann noch das Fossil, die Pflanzen oft als „Abdruck" darin. Der Prozeß kann aber so verlaufen, daß nicht bloß ein Abdruck entsteht. Da die Minerallösung z. B. ein Stück Holz usw. ebenso durchdringt wie das Muttergestein, so kommt es vor, daß das sich ausscheidende Mineral sich *an die Stelle der durch Zersetzungsprozesse allmählich verschwindenden Pflanzenmembranen* usw. setzt, ferner auch die Zellhohlräume erfüllt, so daß wir schließlich — wenn wir von dem Holz usw. ein genügend dünnes Plättchen, einen sogenannten Dünnschliff, unter dem Mikroskop betrachten — noch die ursprüngliche Struktur in mehr oder minder guter Erhaltung wahrnehmen. Meist wird nicht die ganze Membransubstanz durch die Versteinerungsminerale ersetzt, sondern ein kleinerer Teil davon bleibt erhalten, wird dann im Lauf der Zeit zu Kohle, deren schwarze Farbe die Zellenumrisse dann besonders deutlich macht. Das bekannteste Beispiel für solche intuskrustierten („echt" versteinerten) Pflanzenreste bilden die fossilen Hölzer, denen man auch äußerlich schon ihre Holznatur meist noch ansieht (s. die Tafel). Immer ist dies jedoch bei den intuskrustierten Resten keineswegs der Fall, wie bei sog. Dolomitknollen (Torfdolomiten, coal-balls), rundlichen und ellipsoidischen oder auch anders geformten Ausscheidungen von dolomitischem Mineral in gewissen Steinkohlenflözen Mitteleuropas, die gewissermaßen ein Stück „echt" versteinertes Flöz darstellen, in denen man — wie im Torf der Torfmoore — ein Durcheinander von den noch weniger stark zersetzten Pflanzen wahrnimmt (s. S. 60, Abb. 54), die an der Steinkohlenmoorbildung teilnahmen. Äußerlich unscheinbar sind auch die berühmten Kiesel von Autun, der sog. „Madenstein" von Chemnitz, der ganz erfüllt ist mit Sporenhäufchen (Sporangien) tragenden Blättchen eines Farns, u. a. mehr. Der

Name „Madenstein" rührt von dem eigentümlichen Aussehen der Oberfläche des Gesteins her, wo die länglichen, in Reihen nebeneinandersitzenden Sporangien das Aussehen von fossilen „Maden" vortäuschen. Berühmt sind auch die echt versteinerten Farnstämme, die Psaronien, von denen wir als Beispiel der echten Versteinerung bei den Steinkohlenfarnen ein Exemplar im Querschnitt abbilden (Abb. 26).

Als Versteinerungsmaterial kommt am häufigsten Kieselsäure, und zwar sowohl die wasserfreie (Quarz) wie die wasserhaltige (Opal), vor; die verkieselten Hölzer sind ja allbekannt. Früher — und zum Teil findet man diese Anschauung noch heute — nahm man an, daß bei der Entstehung dieser Kieselhölzer die heißen Gewässer kieselhaltiger Quellen (Geiser) die Verkieselungsursache gewesen seien, doch ist das ganz bestimmt — wenn es überhaupt vorkommt — eine Ausnahmeerscheinung wie die Geiser selbst. Die so oft herangezogenen, durch die Geiserwässer angeblich echt versteinerten Baumstümpfe des Yellowstone-Parks in Nordamerika sind, soviel man sieht, gar nicht echt versteinert, da nur die Zellhohlräume mit Kiesel ausgefüllt scheinen, während ein Ersatz der Membran scheinbar nicht stattgefunden hat; der Nachweis für das, was gerade das Wesen der echten Versteinerung, der Intuskrustation, ausmacht, fehlt also. Überhaupt sieht es so aus, als ob bei verhältnismäßig schneller Mineralausscheidung es gar nicht zur echten Versteinerung, sondern nur zur Inkrustation, zur Einhüllung, kommt, wie auch deutlich die Ausscheidungen des Karlsbader Sprudels zeigen, wo immer nur Inkrustate entstehen. Außer Kieselsäure ist sehr häufig Versteinerungsmittel Kalk (Kalziumkarbonat), seltener kohlensaure Magnesia (mit Kalk in den Dolomitknollen), Schwefelkies, Phosphorit, Spateisenstein u. a. mehr.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen hier die in dem fossilen Harz, das als Bernstein bekannt ist, eingeschlossenen Reste (vgl. unter Tertiärflora), die, was die Oberflächenskulptur anlangt, in wunderbarster Feinheit erhalten sind. Das Harz umhüllte die Insekten und Pflanzenreste, und diese wurden in den feinsten Einzelheiten in dem umschließenden Harz abgedrückt, so daß man noch Behaarung, selbst Spaltöffnungen u. a. bei Vergrößerung der Objekte sehr deutlich wahrnimmt. Obwohl nun der Bernstein oft eine sehr dichte, sozusagen hermetisch gegen die Außenwelt abschließende Masse darstellt, ist er doch nicht absolut luftdicht. In den ungezählten Jahrtausenden seit seiner Ablagerung hat doch der Luftsauerstoff zu den eingeschlossenen Objekten ausgiebig Zutritt erhalten und diese bis auf geringe Reste (z. B. Chitinbrocken von Insekten) zerstört. Es ist daher eigentlich falsch, von Bernsteineinschlüssen zu reden, denn, was wir als Einschlüsse ansehen, sind die Abdrücke der einst darin befindlich gewesenen Einschlüsse. Ein Versuch, wie er wiederholt gemacht wurde, durch Auflösung des Bernsteins (in Alkohol oder dgl.) die „eingeschlossenen Objekte" zu gewinnen, ist daher aussichtslos und kommt der Zerstörung des Stückes gleich, da man natürlich nach Auflösung des Bernsteins entweder gar nichts oder einige vollständig wertlose Chitin-, Kohlenbröckchen u. dgl. erhält.

II.

Scheinbare pflanzliche Fossilien.

Wir haben in den einleitenden Bemerkungen u. a. erwähnt, daß man bis ins späte Mittelalter hinein geneigt war, die Fossilien trotz ihrer so unzweideutig sprechenden Formen nicht für Organismen zu halten, sondern mehr für Naturspiele. In der Periode nun, in der man zur richtigen Deutung dieser Reste durchgedrungen war, schlug der vordem bekundete Zweifel ins Gegenteil um, indem man vieles, was einigermaßen organogen oder organismenhaft aussah, als Fossil, als organisches Gebilde ansprach, obwohl es — wie sich später herausstellte — mit solchen oft nicht das mindeste zu tun hatte. Man kann heute bei einer einigermaßen ausführlichen Darstellung der fossilen Pflanzenwelt diese Gebilde nicht umgehen, da zu ihnen gerade Reste aus sehr alten geologischen Perioden gehören, deren Deutung als Organismus, besonders als Pflanzen, zu groben Irrtümern geführt hat. Solche Scheinfossilien, Pseudofossilien, wurden mit Vorliebe als Pflanzen angesehen, und dies ist der Grund, weshalb gerade der Paläobotaniker sich mit der Kenntnis dieser Dinge ausführlich beschäftigen muß. Wie wesentlich die Kenntnis dieser im übrigen ebenso interessanten wie merkwürdigen Bildungen ist, zeigt der Umstand, daß selbst hervorragende Forscher auf paläobotanischem Gebiet in jüngster Zeit (bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts), wie der Marquis de Saporta in Frankreich, W. Ph. Schimper in Straßburg, an diesen Irrtümern bis an ihr Ende festhielten, wodurch solche falschen Darstellungen von Schimpers Hand sogar in Zittels Handbuch der Paläontologie übergegangen sind, wie schon S. 6 erwähnt wurde.

Abb. 2.
Künstlicher Dendrit aus Kochsalz, vom Verfasser hergestellt.

Es kann hier nicht eine vollständige Übersicht gegeben werden über die große Mannigfaltigkeit der Scheinfossilien, es genügt, die Grundsätze kennen zu lernen, nach denen sie entstehen, um auch in Fällen, für die wir hier besondere Beispiele nicht anführen, auf den richtigen Weg gebracht zu werden.

Dendritische Gebilde. Der Name Dendrit (vom griechischen δένδρον Baum) bedeutet soviel wie baum- oder bäumchenähnliches Gebilde. Die Dendriten, die durch die immer gesetzmäßig erfolgende Auskristallisation gelöster Mineralien (oder Umsetzungsprodukte dieser) in den feinen, dem bloßen Auge meist unsichtbaren Schichten-

fugen der Gesteine entstehen, sind demgemäß rein chemisch-physikalische Bildungen. Allerdings haben sie oft etwas sehr Pflanzenähnliches, besonders, wenn eine durch einen ehemaligen Pflanzenstiel oder ein anderes langgestrecktes Gebilde bezeichnete „Infiltrationsspur" vorhanden ist. Was das heißt, versteht man am leichtesten, wenn man einen Dendriten künstlich nach Analogie der natürlichen Verhältnisse herstellt. Zieht man z. B. einen Bindfaden zwischen zwei aufeinandergelegte Glasplatten durch und hängt die Enden in eine starke Kochsalzlösung, so erhält man bei genügender Fortsetzung des Versuchs (mehrere Monate) zwischen den Platten als „Schichten mit Fuge" ein schönes dendritisches Gebilde (Abb. 2). Genau nach dieser Analogie sind die Schwefelkiesdendriten aus dem Untersilur von Angers (Normandie) entstanden, die Saporta als „ältesten Farn" (Eopteris, Abb. 3) beschrieb. Bei der Gleichförmigkeit der Bedingungen sind in diesen Schichten derartige Dendriten häufig. Gerade wegen der Organismenwelt in so alten und noch älteren Schichten, über die unsere Kunde so spärlich ist, ist natürlich jeder darin gefundene zweifellose Pflanzenrest von allergrößter Wichtigkeit, und darum führt die Verkennung solcher Gebilde auch gerade in diesem Falle zu sehr schwerwiegenden Irrtümern. Im übrigen zeigen die Dendriten sehr mannigfaltige, oft außerordentlich zierliche Formen, wie z. B. die im Solnhofener Schiefer, die man in allen alten Schriften über Fossilien zahlreich abgebildet findet; manchmal treten sie auch flächenhaft blattförmig auf, wobei die Auskristallisation oft von einem Zentrum ausging, wodurch runde, oft außerordentlich regelmäßige Formen entstehen, die besonders auch dann täuschend wirken, wenn das Mineral seine Kristallstruktur verliert (durch Zersetzung), oder wenn es selbst in dem Gestein einen Abdruck hinterläßt.

Abb. 3.
Eopteris Morierei, angeblich „ältester Farn" aus Untersilur, in Wahrheit Schwefelkiesdendrit.

Auf rein mechanischem Wege durch Wirkungen von Wind- und Wasserbewegung entstehen häufig eigentümliche Gebilde, von denen die Wellenfurchen (ripple-marks), die man auf jedem Flußsande als parallele, lange, kleine Furchen beobachten kann, die bekanntesten sind. Selbstredend können solche Dinge bei rechtzeitiger Einbettung fossil erhalten bleiben, und dies ist in Sandsteinschichten, deren Material früher, als es noch loser Sand war, so häufig wie heute Wellenfurchen zeigte, oft der Fall. Solche längsgefurchten Platten sind für Sigillarien (S. 56), für Fächerpalmenblätter, für Tange angesehen worden, obwohl an ihrer Entstehung alles unorganisch ist. Über weicheren Schlamm fließendes Wasser erzeugt auf diesem eigentümliche Wülste „Fließwülste", die strahlenförmig von einem dickeren Fließwulst ausgehen können, und solche Gebilde sind auch fossil bekannt und gewöhnlich als Tange angesehen worden. Schon das ziemlich ähnliche Vorkommen in sehr verschiedenen Formationen legt es nahe, an unorganische Bildungen zu denken; am wichtigsten ist

hier der problematische, vielleicht so entstandene, in den geologischen Lehrbüchern vielfach noch als Seetang geführte Phycodes circinnatus aus dem Kambrium aus Schichten, aus denen wir überhaupt noch keine Pflanzen kennen (Abb. 4).

Abb. 4.
Phycodes circinnatus, angeblicher „Seetang", aus dem Kambrium.

Bereits oben hatten wir von der Entstehung der Konkretionen (Inkrustate) gesprochen; auch diese sind wegen ihrer auffälligen Formen oft für Pflanzenfossilien gehalten worden und zwar mit Vorliebe solche, die sich durch hervorstechend rundliche oder langwalzenförmige Gestalt auszeichnen und an Pflanzensamen oder Pflanzenstengel erinnern können (Abb. 5).

Auch weniger allgemein bekannte rezente Pflanzensamen und anderes mehr sind oft für Pflanzenfossilien angesehen worden, besonders oft ist dies der Fall bei steinharten, äußerlich schwarzen bis braunen Palmensamen, die zur Knopffabrikation und dgl. bei uns eingeführt werden und öfters in Kohlen hineingeraten oder an irgendwelchen Stellen verloren werden, worauf sie dann als kostbare Fossilienfunde bei den Sammlern landen.

Eigentümliche Gebilde sind die sog. Guilelmiten, kleine bis größere, etwa dick-linsenförmige, von blanken Gleitflächen umgebene Knollen, die sich in sehr feinschiefrigen Gesteinen verschiedener Formationen finden, z. B. des Karbons und Perms; obwohl ihre Entstehungsweise noch nicht genügend aufgeklärt ist, weiß man doch so viel jedenfalls, daß sie unorganischer Herkunft sind. Wenn aber ein bekannter Geologe diese als Palmensamen ansah, so machte er nicht nur durch die Verkennung der Objekte einen schweren Fehler, sondern einen noch schwereren in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht, da auf diese Weise die Zeit des ersten Auftretens der Palmen (und Monokotyledonen überhaupt) ungezählte Millionen Jahre zurückgeschoben wurde, während sie in Wahrheit gleich den anderen höchst organisierten Gewächsen der Jetztzeit erst im späteren Abschnitt der Kreideformation auftreten.

Abb. 5.
Konkretionen. Links sog. Ostekolle („Beinbruchstein"); rechts zwei Feuersteinkugeln aus der Kreide von Rügen, an runde Samen erinnernd.

Wir können hier bei weitem nicht alle Objekte vorführen, die in dieses interessante Kapitel gehören, und beschränken uns daher auf noch einige charakteristische. Die eigentümlichen Formen, die die Kriechspuren mancher Tiere im Schlamm hinterlassen, sind vielfach für Organismenreste angesehen worden und zwar meist für Algen, bei denen besonders die abenteuerlichen Formen mancher Tange, Rotalgen und Schlauchalgen zum „Vergleich" reizten. Ein großer Teil der als Fukoiden, Chondriten und dgl. bezeichneten Objekte geht (zum Teil auch auf dendritische Bildungen) auf Wurmspuren zurück; auch Ähnliches nimmt man für die sonderbaren Bilobiten aus dem Silur Portugals an (Abb. 6), die man jetzt, auf Experimente mit lebenden Tieren von A. G. Nathorst gestützt, als Kriechspuren krebsartiger Tiere ansieht, und weiter sind im Prinzip ähnlicher Entstehung die sog. Nereïten (Abb. 7), die im Devonschiefer stellenweise häufig sind.

Abb. 6.
Bilobites, aus dem Silur von Portugal, angebliche „Alge".

Recht eigenartige Dinge kommen auch durch Druck- und Fältelungsvorgänge namentlich in feinkörnigen Gesteinen zustande, Reißerscheinungen und dgl., die oft wie geometrisch konstruiert anmuten, so z. B. die oft genannte „Alge" Oldhamia (Abb. 8) aus dem Kambrium und Silur, die sich schon dadurch als anorganischer Herkunft erwies, daß man diese Bildung auch im Eruptivgestein (Irland) fand. Es ist das wieder eins von den Objekten, die — wenn wirklich pflanzlicher Natur — von größtem Interesse wären, da es sich um sehr alte, somit pflanzenlose Schichten handelt. Viel war früher eine Zeitlang die Rede von dem ältesten pflanzlichen Organismus, dem man den bezeichnenden Namen „Eophyton" (Morgenröte-Gewächs; s. vorn

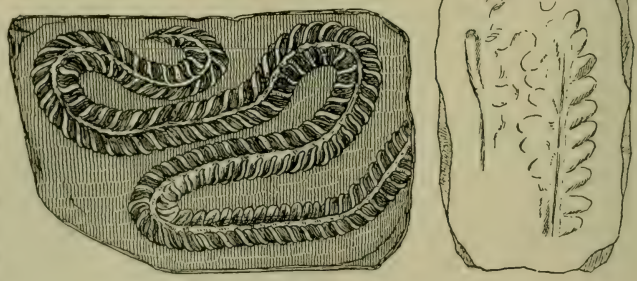


Abb. 7.
Nereïtes, als „Algen" angesehene Kriechspuren devonischer Tiere.

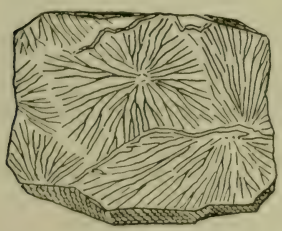


Abb. 8.
Oldhamia radiata, angebliche Alge aus dem Kambrium.

Eopteris S. 16) gegeben hatte, ebenfalls aus kambrischen Schichten; es hat mit Organismen nichts zu schaffen.

Man sieht jedenfalls, daß die zahllosen chemischen und physikalischen und noch andere Vorgänge, die bei der Gesteinwerdung und vor dieser in den Erdschichten in Aktion treten, eine große Zahl von Gebilden zuwege bringen, die oft täuschend Organismen und besonders Pflanzen ähneln; es ist daher für den Paläobotaniker eine dringende Notwendigkeit, diese Dinge zu kennen, will er nicht auf diese Scheinorganismen hereinfallen. Wir haben wenigstens in kurzen Zügen einiges Prinzipielle über diese „Pseudofossilien" mitteilen müssen; gewisse Vorgänge, wie die Dendritenbildung, die Kriechspuren von Tieren u. a., kehren in der Natur so außerordentlich häufig wieder, daß sie für die Pseudofossilienkunde eine besondere Bedeutung haben, worauf auch im vorigen besonders hingewiesen wurde.

III.

Die geologischen Formationen.

Bevor wir zur Betrachtung der Floren der verschiedenen Erdperioden und ihrer Zusammenhänge mit den früheren und späteren übergehen, müssen wir uns kurz über die Einteilungsweise unterrichten, nach der die Geologie die feste Erdkruste gegliedert, in einzelne nacheinander abgelagerte Perioden abgeteilt hat. Mit den eruptiven Gesteinen wie Granit, Diorit, Syenit, Diabas, Basalt usw. brauchen wir uns nicht weiter zu befassen, da diese selbst keinerlei organische Reste enthalten. Entstanden sie doch durch Erkaltung eines glutflüssigen Magmas, durch Erkaltung von Teilen der Masse des glühenden Erdkerns, denen durch irgendwelche Zufälle die Möglichkeit geboten war, an die Erdoberfläche oder in deren Nähe emporzusteigen! Bei der Temperatur, die diese im übrigen sehr verschiedenartigen Gesteine anfangs besaßen, ist es klar, daß etwa bei ihrem Wege nach außen oder auf der Erdoberfläche selbst eingeschlossene Organismen vollständig verbrannten oder höchstens derartige Spuren von Kohle — meist Graphit — hinterlassen haben, daß man die Organismen selbst in keiner Weise mehr erkennen kann. Die Nachrichten von einem Baumstamm in Gneis usw. gehören daher in das Reich der Fabel oder sind auf Mißdeutungen der betreffenden Objekte zurückzuführen.

Nicht viel anders ist es mit den Organismenresten in den als Gneis- und kristalline Schieferformation bezeichneten ältesten Schichten der Erdkruste, die man allenthalben, wo es möglich ist, den Aufbau der Erdkruste bis zu genügender Tiefe zu durchschauen, als das Fundament der Erdschichten antrifft — wenn dieser Ausdruck erlaubt ist. Eigentliche Organismenreste trifft man auch in dieser ältesten Schichtenreihe nicht an; wir wissen daher nichts über das Aussehen der tierischen und pflanzlichen Lebewesen in diesen Perioden. Daß aber solche schon vorhanden gewesen sind, ist aus mehreren Gründen sicher. In diesen Schichten treten nämlich (in Deutschland z. B. in Bayern in der Gegend von Passau) lagerartige, technisch wichtige Graphitmassen auf; Graphit ist chemisch reiner Kohlenstoff wie der kristallisiert vorkommende Diamant. Wenn es auch möglich und nach manchen Forschern sogar wahrscheinlich ist, daß ein

Teil des Graphits nicht auf Organismenreste zurückzuführen ist, so ist dies doch bei einem Teile der Graphitlager sicher: es sind durch Hitze und Gebirgsdruck umgewandelte Kohlenlager pflanzlicher Herkunft; wir werden hierauf noch bei dem Problem der Kohlenentstehung überhaupt zurückkommen.

Anderseits lehren die in den nun folgenden Schichten, die sich äußerlich zum Teil nicht von den vorigen unterscheiden lassen, bereits recht hochorganisierten tierischen Reste, wie krebsartige Trilobiten, Brachiopoden (Armfüßler), daß die Organismenwelt überhaupt vor diesem Präkambrium eine unendlich lange Periode der Entwicklung hinter sich haben muß, eine vielleicht ebenso lange Zeit, wie der Zeitraum von damals bis heute umfaßt, über dessen wahrhafte Ausdehnung wir uns zahlenmäßig leider kein Bild machen können. Da weiterhin die Tierwelt, von der uns allein aus diesen uralten Perioden Reste überliefert sind, im letzten Grunde zu ihrer Existenz der Pflanzenwelt bedarf, und wir keinerlei Grund zu der Annahme haben, daß dies Verhältnis zu irgendwelchen Zeiten ein grundsätzlich anderes gewesen sei, so können oder, besser gesagt, müssen wir sogar folgern, daß die Pflanzenwelt ihre Entwicklung bereits vor der Tierwelt begonnen hatte und demgemäß vielleicht schon unendlich viel längere Zeiten auf der Erde vorhanden war als die Tierwelt. Zu dieser Annahme bringt uns gewissermaßen auch die höchst auffällige Tatsache, daß die Entwicklung der Pflanzenwelt in den späteren geologischen Perioden der Entwicklung der Tierwelt immer vorauseilt, worauf wir noch zurückkommen werden.

Reichlicher ist die Organismenwelt in der nun folgenden kambrischen Periode (Kambrium) erhalten, aus der uns aber wiederum nur tierische Reste aufbewahrt sind. Zwar finden wir auch heute noch in Lehrbüchern „Pflanzenreste", die für Algen erklärt, also zu den niederst organisierten Vertretern der Pflanzenwelt gerechnet werden, in Wirklichkeit aber höchst problematische Gebilde sind, deren Organismennatur, geschweige denn gar Pflanzennatur nichts weniger als irgendwie erwiesen oder auch nur wahrscheinlich zu nennen ist, wie wir sahen.

So groß der Aufschwung ist, den nunmehr in dem das Kambrium überlagernden Silur die Tierwelt sowohl an Zahl wie an Mannigfaltigkeit der Organismen nimmt, so verhältnismäßig spärlich zeigen sich noch die Reste der Pflanzenwelt, die uns hier erstmalig entgegentreten. Und zwar nicht nur niedrig stehende Algen, sondern vielleicht bereits Gewächse von außerordentlich komplizierter Organisation, nämlich Pteridophyten, farnhafte Gewächse, die uns nun ihrerseits auch positiv erkennen lassen, daß in der Tat auch die Pflanzenwelt bereits eine unendlich lange Periode der Entwicklung hinter sich haben muß.

Reichlicher, aber immer noch nicht gerade zahlreich zeigen sich Pflanzen im Devon (der devonischen Formation), in deren oberem Teil vielleicht schon die ersten Angehörigen der später und auch heute noch eine so große Rolle spielenden Gymnospermen (Nacktsamer) auf der Erde existiert haben.

Eine erdrückende Formen- und Individuenfülle ließ die für die Menschheit wichtigste geologische Periode, die es überhaupt gibt, entstehen: die Steinkohlenformation oder das Karbon, wo uns Angehörige der farnhaften Gewächse in zum Teil riesigen, abenteuerlichen und plumpen Formen, zum Teil von zierlichem, schönem Aussehen in einer vordem ungeahnten Fülle entgegentreten. Sie sind zugleich die

Bildner der Steinkohlenlager gewesen, auf deren Existenz sich — man kann das, ohne zu übertreiben, aussprechen — die ganze heutige menschliche Kultur aufbaut. Diese Periode kennzeichnet sich gleichzeitig als der Entwicklungshöhepunkt der paläozoischen Flora. In der die Steinkohlenformation überlagernden Dyas oder Permformation finden sich die Ausklänge der karbonischen Flora, und zwar in dem unteren Teil dieser Periode, dem an eruptiven Gesteinen so reichen Rotliegenden, während mit dem zweiten Abschnitt dieser Periode, mit dem man die ältere Erdzeit, das Paläozoïkum, abschließt, neue Formen auftreten. Gleichzeitig macht sich deutlich bemerkbar die Vorherrschaft der nacktsamigen Gewächse, der Gymnospermen, die in der karbonischen Flora nur eine mehr untergeordnete Rolle spielen. Das Paläozoikum der Pflanzenwelt schließt nicht wie das der Tierwelt mit dem Zechstein ab, sondern schon mit dem Rotliegenden, worauf wir hier nur kurz hinweisen können (Vergl. die graphische Darstellung) und wir sehen hier unzweideutig ausgesprochen, was wir oben schon hervorgehoben haben, daß nämlich die Entwicklung der Pflanzenwelt der Tierwelt jeweils vorauseilt.

War der Name Dyas aus dem Grunde gewählt worden, daß diese Formation in zwei Teilperioden eingeteilt ist, so trifft dies in ähnlicher Weise für die tiefste Formation des nun folgenden Mesozoikums zu: die Trias, deren drei Glieder Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper benannt sind. Die ersten beiden tragen ihr Charakteristisches schon in ihrem Namen, der letztere setzt sich (wenigstens in Deutschland) vorwiegend aus oft bunten Tonen und Mergeln (d. s. Tone mit Kalkgehalt) zusammen.

Auf diese folgt in ganz allmählichem Übergange die gleichfalls in drei Unterabteilungen zerlegte Juraformation. Wurde vorhin besonders die Gesteinbeschaffenheit als charakteristisch zur Namengebung verwandt, so gibt hier die vorherrschende Färbung der Juraschichten eine vorzügliche Handhabe zur Kennzeichnung: schwarzer Jura (Lias), brauner Jura (Dogger) und weißer Jura (Malm).

Einen für den Laien höchst irreführenden Namen hat die auf den Jura folgende Kreideformation erhalten; sie ist benannt nach dem allerdings sehr auffallenden weißen Kalkgestein ihrer obersten Abteilung, der bekannten Schreibkreide, die auf den Inseln Rügen und Möen jene einzigartige Kreideküste bildet, deren Schönheit jahraus, jahrein Tausende dorthin lockt. Überwiegend besteht jedoch die „Kreide" nicht aus Kreide, sondern aus ganz andern Gesteinen, wie z. B. buntgeflammten Mergeln, Sandsteinen (z. B. dem bekannten Quadersandstein des Elbsandsteingebirgs), Grünsanden usw. Mit der Kreideformation schließt das Mesozoikum ab, jedoch ist auch hier wieder das Verhältnis zwischen Tierwelt und Pflanzenwelt ähnlich verschoben — und zwar noch deutlicher als im Paläozoikum —, wie das schon oben hervorgehoben wurde. Das tierische Känozoikum beginnt mit der Tertiärformation, wo die höchstorganisierten Tiergruppen, die Säugetiere, zur Vorherrschaft gelangen, die sie heute noch innehaben. Die höchstentwickelten Pflanzen jedoch, die Beherrscher der heutigen Flora, die Zweikeimblättler (Dikotyledonen) und Einkeimblättler (Monokotyledonen), treten bereits viel früher auf, nämlich mitten in der Kreideformation oder vielleicht (in Nordamerika) schon in deren unterstem Teil, jedenfalls aber ungezählte Jahrtausende vor dem Beginn der Säugetierära. Der unterste Teil der Kreide, der sogenannte Wealden, zeigt — wenigstens in Europa — noch keine Spur der Pflanzen-

welt, die in der mittleren Kreide schon sozusagen herrschend auftritt, und diese Herrscherrolle hat sie seitdem nicht mehr aus der Hand gegeben. Sie bildet noch heute die erdrückende Übermasse der vorhandenen Gewächse: es sind die Laubbäume, die Kräuter, Stauden, denen unser Auge draußen auf Schritt und Tritt begegnet, und die nur stellenweise und unter besonderen Bedingungen ihre Stelle von niedriger organisierten Gewächsen einnehmen lassen, wie den Nadelhölzern, Farngewächsen usw.

In der bereits erwähnten Tertiärzeit nähern sich die Verhältnisse immer mehr den heutigen, und obwohl manche Verschiebungen in der Pflanzenwelt seitdem stattgefunden haben, waren in einem großen Teil dieser Periode den heutigen bereits recht ähnliche Vegetationsverhältnisse. Die Vegetation selbst war zum Teil geradezu die heutige, sie bestand zum Teil aus denselben Gewächsen, die wir heute noch grünen und wachsen sehen. Die größte Umwälzung hat in die Verteilung der Pflanzenwelt, unserer Breiten im besonderen, die dem Tertiär folgende Eiszeit (das Diluvium) gebracht, deren Spuren der Pflanzendecke speziell Nord- und Mitteleuropas dauernd aufgedrückt sind, während sie in Nordamerika aus gewissen Gründen weniger dauernd fühlbar geblieben sind, worüber wir später Eingehenderes hören werden.

Die kurze Übersicht über die geologischen Perioden ergänzt die folgende tabellarische Aufzählung, bei der noch weitere Einzelheiten angegeben sind, und auf die wir betreffs der im folgenden unentbehrlichen geologischen Namen ein für allemal hinweisen. Um den teilweise etwas fremdartigen Namen der geologischen Formationen wenigstens einen Teil des Ungewohnten zu nehmen, und weil der in dieser Wissenschaft Unbewanderte meist zunächst darnach fragt, ist der Ursprung dieser Namen in der Anmerkung mitangegeben. Die Formationen sind von oben nach unten angegeben, die Betonung durch einen Akzent.

A. Känozoikum.
- 1. Alluvium. } Quartär.
- 2. Diluvium (Eiszeit) } Quartär.
- 3. Tertiär.
  - a. Pliozän.
  - b. Miozän.
  - c. Oligozän.
  - d. Eozän.

B. Mesozoikum.
- 4. Kreide.
  - a. Senon.
  - b. Turon.
  - c. Cenoman.
  - d. Gault.

Ende des pflanzlichen Mesozoikums.

  - e. Neokom und Hils, Wealden.
- 5. Jura.
  - a. Weißer Jura (Malm).
  - b. Brauner Jura (Dogger).
  - c. Schwarzer Jura (Lias).

6. Trias.
   a. Keuper.
   b. Muschelkalk.
   c. Buntsandstein.

C. Paläozoikum.

7. Dyas oder Permformation.
   a. Zechstein.
      Ende des pflanzlichen Paläozoikums.
   b. Rotliegendes.
8. Karbon (Steinkohlenformation).
   a. Produktives Karbon.
   b. Kulm.
9. Devon.
10. Silur.
11. Kambrium.
12. Präkambrium (Algonkium).

D. Archaikum (Gneis, kristalline Schiefer, ohne organische Reste).

Erklärung der geologischen Formationsnamen:

Algónkium, nach der früher sehr zahlreichen und viele Stämme umfassenden Indianerfamilie der Algonkin in den Vereinigten Staaten Nordamerikas (vgl. den Algonquin-Park nördl. des Ontario-Sees).

Allúvium, vom lat. adluere (alluere) anwaschen, anschwemmen, also so viel wie Schwemmland.

Archäïcum, vom griechischen ἀρχαῖος (archaios) alt, anfänglich.

Buntsandstein, s. Trias.

Cenomán, nach Cenomanum (jetzt Le Mans) benannt, der Hauptstadt der alten Cenomanen.

Devón, nach der englischen Landschaft Devonshire, von den Forschern Murchison und Sedgwick (1839) eingeführter Name.

Dilúvium, vom lat. diluere, wegwaschen; Diluvium selbst heißt Überschwemmung; der Name rührt noch aus der Zeit her, wo in der Geologie die Katastrophentheorien herrschten; es bedeutet so viel wie große Überschwemmung, Sintflut, wobei man die biblische und ähnliche im Auge hatte.

Dógger, von einer englischen Lokalbezeichnung; der Name rührt wie Malm von Oppel her (1858).

Dýas, vom griech. δύο (dyo) zwei, nach der alten Zweiteilung dieser Formation in Rotliegendes und Zechstein.

Eozän, vom griech. ἠώς (eos) Morgenröte und καινός (kainös) neu.

Gault (spr. Gohlt), nach einer englischen Lokalität, von W. Smith herrührend.

Hils, nach dem Höhenzug gleichen Namens im Braunschweigischen.

Jura, vom (schweizerischen) Jura-Gebirge, das im wesentlichen aus jurassischen Ablagerungen besteht.

Kámbrium, nach dem alten Namen Cambria (= Wales) oder dem Volksstamm der Kambrer, von dem berühmten Geologen Sedgwick (1833) herrührend.

Känozóicum, vom griech. καινός (kainös) neu und ζῶον (zoön) das Lebewesen; zu ergänzen ist etwa tempus (Zeit), wonach sich der Sinn von selbst ergibt.

Karbón, vom lat. carbo die Kohle; der obere Teil des Karbons wird Produktives Karbon genannt, weil er fast allein die Kohlenlager enthält, allein Kohlen produziert.

Keuper s. Trias.

Kreideformation, nach den zu ihr gehörigen und das oberste Glied bildenden Schreibkreideschichten.

Kulm (Unter-Karbon). Das Wort Kulm ist zuerst in England in der Geologie angewandt worden, und zwar von dem berühmten Geologen Murchison. Er bezeichnete als culmiferous oder culm-measures Schichten von Schiefern und Sandsteinen, in denen Flöze einer Kohle vorkommen, die als stone coal oder mit einem Lokalnamen als culm von der bituminous oder common coal unterschieden wird. In den englischen Wörterbüchern findet sich für culm gewöhnlich die Übersetzung Schmiedekohle.

Lias (meist Lias, aber auch Leias gesprochen, da der Name wohl aus dem Englischen stammt), genannt nach einer Lokalbezeichnung für gewisse kalkig-tonige Gesteine in England; oder vom engl. layers Schichten; auch kann man an das französische liais, pierre de liais (harter Kalkstein) denken.

Malm, nach der südenglischen Lokalität gleichen Namens.

Mesozoïkum, vom griech. *μέσος* (mĕsŏs) mittler und *ζῶον*, s. unter Känozoïkum.

Miozän, vom griech. *μείων* (meiōn) weniger und *καινός* (kainŏs) neu; weniger neu nämlich als das überlagernde Pliozän.

Muschelkalk s. Trias.

Neokóm, von Neocomum (Neuchâtel).

Oligozän, vom griech. *ὀλίγος* (ŏligŏs) wenig und *καινός* (kainŏs) neu.

Palaeozoïkum, vom griech. *παλαιός* (palaiós) alt und *ζῶον* (zōŏn) Lebewesen; vgl. Känozoïkum.

Perm, nach dem gleichlautenden ost-russischen Gouvernement, wo die Formation stark vertreten ist.

Pleistozän, vom griech. *πλεῖστος* (pleistŏs) am meisten und *καινός* (kainŏs) neu (besser wäre Plistozän).

Pliozän, vom griech. *πλείων* (pleiōn) mehr und *καινός* (kainŏs) neu.

Praekámbrium, vom lat. prae vor u. Kambrium (s. dies.).

Quartär, vom lat. quartus, der vierte, so genannt als auf das Tertiär folgende Formation.

Rotliegendes (eig. rotes, totes Liegendes) ursprünglich von den Mansfelder Bergleuten so genannt, weil es das erzleere („tote") Liegende des Mansfelder Kupferschiefers bildet, d. h. den Kupferschiefer unterlagert, und vorwiegend rote Färbung zeigt.

Senón, nach dem gallischen Völkerstamm der Senonen (vgl. das jetzige Sens).

Silúr, nach dem alten britischen Stamm der Siluren, von Murchison (1835) zuerst angewendet.

Tertiär (vom lat. tertius, der dritte); die Bezeichnung rührt her von der alten Einteilung von Werner, dem Vater der Geologie († in Dresden 1817), in Urgebirge, Übergangsgebirge, Flözgebirge (Sekundärgebirge), auf das das Tertiär folgt.

Trias (griech. *τρεῖς, τρία* [treis, tria] drei), sogenannt wegen der alten Dreiteilung in Buntsandstein (wegen der häufig bunten Farbe des Gesteins), Muschelkalk (wegen des Versteinerungsreichtums), Keuper; dies ein aus der Koburger Gegend stammender Ausdruck, wo die Keuperschichten sehr stark in die Erscheinung treten.

Turón, nach dem gallischen Völkerstamm der Turonen (vgl. Tours).

Wealden (spr. Wihlden) (= Wälderformation, Wälderton), stammt von dem als Weald bezeichneten, früher mit Wald bestandenen, jetzt angebauten Teil der englischen Landschaften Kent, Surrey und Sussex.

Zechsteinformation (wahrscheinlich von zach, zähe), nach dem dichten, festen Kalkstein benannt, den die Thüringer Bergleute als Zechstein bezeichnen; wird auch mit den Zechenhäuschen in Zusammenhang gebracht, die auf diesem Kalk angesetzt wurden.

A. Das Paläozoikum der Pflanzenwelt.

Es liegt zweifellos in erster Linie in der Konstitution des Pflanzenkörpers begründet, daß wir erkennbare Reste einer Vegetation erst in ziemlich späten Erdperioden erhalten finden, in sehr viel jüngeren Schichten als denen, die die ältesten Tierreste beherbergen, die schon in jenen als Präkambrium bezeichneten Horizonten durch erkennbare Reste ihr Dasein direkt verraten. Von der Tierwelt, die vor diesen Zeiten die Erde bevölkert hat, können wir uns nur durch theoretische Überlegungen ein Bild machen. Prinzipiell werden wir das Verhältnis finden, daß die Organismenwelt sich um so einfacher, primitiver organisiert zeigt, je weiter wir in den geologischen Horizonten heruntergehen; oder wenn wir dies mit andern Worten ausdrücken wollen: die Organismen erscheinen prinzipiell ungefähr in der Reihenfolge auf der Erde, die das System bietet, in das die Wissenschaft die Tier- und Pflanzenwelt eingeordnet hat. So groß auch im einzelnen die Lücken sind, so wenig die Mangelhaftigkeit der Funde in den Erdschichten eine vollständige Übersicht und Einsicht in das Nacheinandererscheinen der Organismen gestattet: die Entwicklung vom Einfachen zum Komplizierten, vom niedrig Organisierten zum Höchstorganisierten ist in der Geschichte der Entwicklung der Organismen in so unzweideutiger Sprache ausgedrückt, daß nur eine gewaltsame Verkennung dieser Tatsachen zur Ableugnung des Entwicklungsgedankens, der Deszendenztheorie, führen kann. Können wir die Stufenleiter der Entwicklung nun zwar bei den niedrigsten und niederen Wesen nicht mit der erwünschten Klarheit durchschauen, so ist das um so besser bei den höher Organisierten der Fall, worüber wir später Genaueres hören werden. Diese Verhältnisse gestatten, ja nötigen uns, ein Ähnliches auch für die Gesamtheit der Organismenwelt und auch für die gesamte Zeit anzunehmen, die die Organismenwelt auf der Erde durchlebt hat. Vor dem Verwickelten war ein Einfacheres, vor diesem ein noch Urzuständlicheres.

Diejenige Periode, in der uns zum erstenmal zweifellose Pflanzenreste entgegentreten, ist die silurische. Man sollte erwarten, und mancher Forscher ist auch von dieser Erwartung erfüllt gewesen, in so alten Schichten zunächst an pflanzlichen Organismen solche aus den niederst organisierten Gruppen zu finden, nämlich die Algen. Aber dies ist nur zum Teil der Fall. Vielmehr treten hier und da in diesen Schichten bereits neben Algen so hochorganisierte Pflanzen auf, daß wir den Schluß, den wir für die Tierwelt aus den ältesten Resten zogen, auf die Pflanzenwelt in erhöhtem Maße anwenden müssen, nämlich daß die Entwicklung um ungezählte Jahrhunderttausende — wenn man hier überhaupt einmal eine Zahl nennen will — weiter zurückreicht, als die aufgefundenen Reste andeuten. Im Silur sollen nämlich bereits Pteridophyten* auftreten, Gewächse, die entweder zu den Farnen selbst oder zur Gruppe der farnartigen Gewächse überhaupt gehören, die man mit einem schlechten Ausdruck auch als Gefäßkryptogamen bezeichnet; welche unendlichen Zeiträume der Entwicklung, die die Pflanzenwelt bis dahin bereits auf der Erde durchlebt haben muß, ließe diese Tatsache ahnen! Daß sich von den primitivsten, ältesten pflanzlichen Gebilden nichts erhalten hat, liegt offenbar an verschiedenen Gründen. Einmal sind die so sehr gefalteten,

* Wie auch S. 29 zum Ausdruck gebracht, ist das silurische Alter dieser Pteridophyten in neuerer Zeit recht fraglich geworden.

durch Druck und Hitze meist sehr veränderten ältesten Schichten zur Erhaltung von pflanzlichen Organismen nicht oder wenig geeignet, besonders wird aber die Konstitution der Pflanzen selbst eine Erhaltung — wenigstens mit erkennbaren Formen — unmöglich gemacht haben. Wenn wir die oben erwähnte Tatsache, daß prinzipiell das Einfachste zuerst war, zu Hilfe nehmen, so können wir mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die allerersten, primitivsten pflanzlichen Organismen — wenn auch äußerlich vielleicht abweichend — im ganzen von ähnlicher Konstitution gewesen sind wie die primitivsten heutigen Organismen, die im System untenanstehen an den Stellen, wo Pflanzen- und Tierreich ineinander übergehen, und wo man eine Entscheidung, ob Tier oder Pflanze, nicht treffen kann. Diese Organismen sind im Grunde (wie z. B. die Flagellaten, die Bakterien, manche Algen) weiter nichts als lebende Eiweißklümpchen. Daß solche Organismen nicht zu einer fossilen Erhaltung befähigt sind, ist selbstverständlich; ganz abgesehen von ihrer Kleinheit — denn es könnte ja größere Organismen dieser Art damals gegeben haben — sind durch den Mangel an jeglichen Hartteilen solche Wesen ja ungeheuer leicht zerstörbar. Und — wenn auch nicht in diesem Grade — ist es doch im Prinzip noch ähnlich mit der Überzahl der Algen, ferner der Pilze usw., und nur wenige von den ersteren haben es zum Aufbau eines dauerhafteren Skeletts gebracht; sie spielen, wie wir noch sehen werden, in der Erdgeschichte eine große Rolle, und dies seit dem Paläozoikum bis heute. —

Für das Verständnis der Pflanzenführung der ältesten geologischen Schichten ist eine Kenntnis der Pseudofossilien durchaus nötig, mit denen wir uns in einem früheren Kapitel befaßt haben (S. 15). Gerade bei dem Mangel an pflanzlichen Resten in diesen Schichten ist natürlich jeder wirklich zweifellose Fund von größter Bedeutung, und, wie wir sahen, sind berühmte Namen unter denen, die sich durch die Gaukelspiele anorganischer Prozesse Organismen haben vortäuschen lassen. Man kann eine Geschichte der ältesten Pflanzenwelt nicht schreiben, ohne sich mit diesen Objekten zu befassen, die noch immer in manchen Lehrbüchern nicht nur angeführt, sondern als Organismenreste behandelt werden.

Die Periode des Paläozoikums der Pflanzenwelt läßt sich bequem in zwei Teile zerlegen, die sich schon, wenn man die Zahl der erhaltenen Reste betrachtet, gewissermaßen von selbst ergeben. Der erste Teil reicht von den ältesten Zeiten bis zum Devon einschließlich, der zweite umfaßt die Steinkohlenperiode nebst dem untersten Teil der permischen, dem Rotliegenden, dessen Flora mit der karbonischen so untrennbar verbunden ist, daß man dieses — wenn man vom paläobotanischen Standpunkt urteilt — zur Steinkohlenformation rechnen würde, von deren Flora noch ein beträchtlicher Teil in diese Schichten hinaufreicht. Mit dem Rotliegenden schließt die erste Periode der Pflanzenwelt ab, wie wir schon oben betonten, viel früher als die älteste der Tierwelt, die erst mit dem Zechstein endet, und dieses Vorauseilen der Pflanzenwelt in der Entwicklung hatten wir auf Rechnung des Umstandes gesetzt, daß die Pflanzenwelt vor der Tierwelt die Erde bewohnt haben muß, — wenn auch zuerst nicht in höher organisierten, auffälligen Pflanzen — da die Tierwelt im letzten Grunde durchaus auf die Pflanzenwelt angewiesen ist. Wir wenden uns nun zur näheren Betrachtung dieser ältesten Pflanzen.

1. Die Pflanzenwelt von den ältesten Schichten bis zum Devon.

Auf die Art der pflanzlichen Reste der kambrischen Schichten und der noch älteren Gneisformation und kristallinen Schiefer haben wir schon hingewiesen. Die

Lager von Graphit und graphitartigen Mineralien führt man heute wenigstens zum Teil auf pflanzlichen Ursprung zurück. Wie die Lieferanten dieser durch Druck und Hitze in Graphit umgewandelten ehemaligen Kohlenlager ausgesehen haben, ob es etwa, wie man wohl annehmen möchte, Algen irgendwelcher Art gewesen sind, darüber kann man, wie schon erwähnt, nur Vermutungen hegen; daß Pflanzen dagewesen sind, ist so gut wie sicher aus theoretischen Gründen anzunehmen.

Um nichts besser ist es mit unserer Kenntnis der Flora des Kambriums bestellt. Was aus diesen schon so hoch organisierte Tierreste wie Trilobiten und Brachiopoden enthaltenden Schichten als Pflanzenreste angegeben wurde und vielleicht noch wird, hat mit Pflanzen nichts zu tun. Die Cophyten, der „Seetang" Phycodes circinnatus (Abb. 4), die Bilobiten (S. 18), die eigentümlichen Skolithen (Abb. 9) des schwedischen Kambriums, die sich auch als Findlinge der Eiszeit in Norddeutschland oft finden, haben mit pflanzlichen Organismen nichts gemein als eine rein äußerliche „pflanzenhafte" Beschaffenheit; sie sind ganz ohne Zweifel anorganischer Entstehung, wiewohl hierüber das Nähere oft nicht genau durchschaut werden kann. Ebenso ist es mit den den Dendriten ähnlichen Gebilden (S. 15 ff.), die schon in alten Eruptivgesteinen ebensowohl wie in jungen Formationen auftreten, wie das bei ihrer Bildung durch ganz einfache rein physikalisch-chemische Vorgänge selbstverständlich ist.

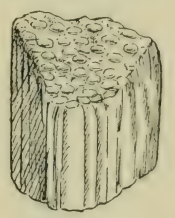


Abb. 9.
Scolithus, aus dem schwedischen Kambrium. (Geschiebe aus Norddeutschland.)

Wir erwähnen diese Gebilde ausdrücklich noch einmal hier, weil man noch immer in der Literatur von diesen „Pflanzen" liest, und noch oft lassen sich Unbewanderte durch solche „Naturspiele" (lusus naturae, vgl. S. 7) täuschen. —

Die älteste Periode, die uns direkte Zeugen eines Pflanzenlebens auf der Erde hinterlassen hat, ist die silurische. Man hat wohl angenommen, da aus früheren Perioden keine erkennbaren Pflanzenreste erhalten sind, die Silurflora müßte aus sehr primitiven Gewächsen, in erster Linie Algen, bestanden haben, aber das ist in Anbetracht unserer vorherigen Darlegungen ein ganz unberechtigter und unhaltbarer Standpunkt.

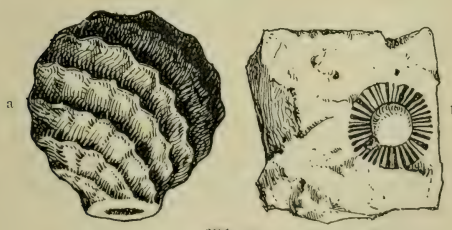


Abb. 10.
Kalkabsondernde Algen des Paläozoikums.
a = Trochiliscus, aus dem Devon, vielleicht mit den Charen (Armleuchtergewächsen) verwandt. (Nach Karpinski.) b = Cyclocrinus, aus dem baltischen Silur. a = vergrößert.

Zwar an solchen einfach organisierten Gewächsen ist in dieser Periode wie in späteren und bis zur Jetztzeit kein Mangel, im Gegenteil, sie spielen sogar an manchen Stellen eine große Rolle und treten sogar gesteinbildend auf, d. h. ihre Reste setzen oft ziemlich mächtige Schichten zusammen oder nehmen wenigstens daran einen hervorragenden Anteil: es sind dies Algen, die zum Aufbau ihres Pflanzenkörpers Kalk benützen, der — oft mit den noch sehr deutlichen Resten dieser Pflanzen darin — ein bleibendes Zeugnis der Lebenstätigkeit dieser Organismen bildet. Schon hier in so alten Schichten finden wir die

Pflanzenwelt an der Zusammmensetzung der Erdrinde beteiligt, zwar nicht durch Kohlenbildung, die der Laie leicht für die einzige Erdschicht hält, die der Pflanzenwelt zu danken ist. Der Masse nach werden die Kohlenlager übertroffen durch die Kalklager (auch Kieselager kommen vor), die die Pflanzenorganismen, und zwar meist Algen, aufgehäuft haben. Dies ist nicht nur in unserer Silurformation der Fall gewesen, wo in gewissen mächtigen Schichten die Kalkskelette gewisser Algen, die zur Gruppe der trotz der Einzelligkeit zum Teil recht abenteuerliche und verschiedene Formen bildenden Schlauchalgen (Siphoneen) gehören, gesteinbildend auftreten. In noch großartigerer Weise ist dies im Mesozoikum der Fall, wo z. B. in dem über 1000 m mächtigen Wettersteinkalk der Trias der Alpen (auch noch in anderen Gesteinen der Alpen) ebenfalls Siphoneen eine große Rolle bei der Kalkablagerung gespielt haben. Unsere Abb. 10 stellt einen Rest solcher Kalksiphoneen aus dem baltischen Silur dar; noch heute existieren in der Algenfamilie der Dasykladazeen Formen, die mit diesen uralten Organismen nahe verwandt und ihnen auch äußerlich zum Teil ähnlich sind.

Abb. 11.
Sphenopteridium furcillatum, aus dem Silur des rheinischen Schiefergebirges. G. L. A.

In dieser Formation treten lokal und ausnahmsweise (z. B. in Irland und Schottland) kleine Flöze* von anthrazitischer Kohle auf, für deren Bildung sicher auch Pflanzenmaterial verantwortlich gemacht werden muß. Wie schon oben angedeutet, brauchen die Kohlenlieferanten durchaus nicht bloß „Seetange" oder derartiges gewesen zu sein, es könnten an und für sich auch höhere Pflanzen dabei beteiligt gewesen sein, denn solche existierten angeblich schon: die ersten Zeugen einer Landflora mit kraut- und baumartigen Gewächsen wären uns in diesen Schichten überliefert worden. Es sind zum Teil Farne (Abb. 11**), zum Teil Bäume oder Bäumchen, die in die Gruppe der Schuppenbaumgewächse, der Lepidophyten (Abb. 12), gehören, die wir in der Steinkohlenflora in so mäch-

* Man bezeichnet die Kohlenlager gewöhnlich als „Flöze", richtiger vielleicht wie früher „Flötze" geschrieben.

** Die Klischees zu dieser und vielen anderen Abbildungen hat die Direktion der Königl. Geolog. Landesanstalt in Berlin zur Vervielfältigung freundlichst geliehen, wofür auch hier der beste Dank ausgesprochen sei. Diese Abbildungen sind mit G. L. A. bezeichnet. Es sind Originalfiguren aus Arbeiten Professor Potoniés, auch des Verfassers.

tiger Entwicklung begrüßen werden. Die Farne tragen den Typus derjenigen, die in den vorkarbonischen Schichten überhaupt sich finden und zur Familie der „Altfarne", Archäopteriden, gehören, wie man sie wegen ihres hohen Alters genannt hat. Man hat diese Silurgewächse speziell in Deutschland gefunden, so im rheinischen Schiefergebirge und im Harz. Nicht verschweigen wollen wir hier, daß viele Forscher den betreffenden Schichten ein jüngeres (oberdevonisches) Alter zuschreiben; es scheinen die Untersuchungen der deutschen Geologen vielleicht nicht das Richtige getroffen zu haben.

Zu diesen treten noch einige andere Reste, die an Keilblattgewächse (Sphenophyllen, S. 52) erinnern u. a., auf die wir jedoch nicht weiter eingehen wollen. Für uns genügt das Prinzipielle, das sich beim Vergleich der silurischen mit der devonischen (und auch unter-karbonischen) Flora ergibt, daß die meisten dieser Floren, was die höheren Gewächse angeht, bis zu gewissem Grade einen ähnlichen Stempel tragen würden. Aus dieser Formation, und zwar dem unteren Teil, stammen auch die schon unter den Pseudofossilien S. 16 erwähnten, den stolzen Namen Eopteris (Morgenrötefarn) tragenden Schwefelkiesdendriten, die hier nur noch einmal angeführt seien, weil sie gerade als „Silurfarne" eine Rolle spielten.

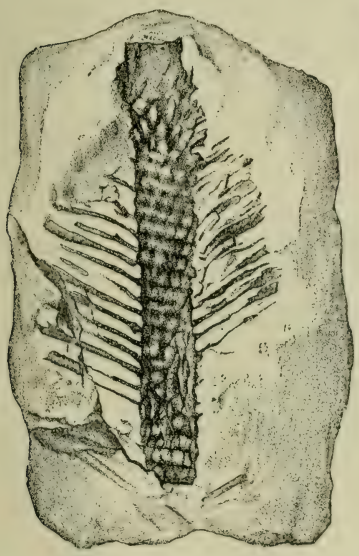


Abb. 12.
Cyclostigma (Bothrodendron) hercynium, aus dem Harzer „Silur". (Nach Potonié.) G. L. A.

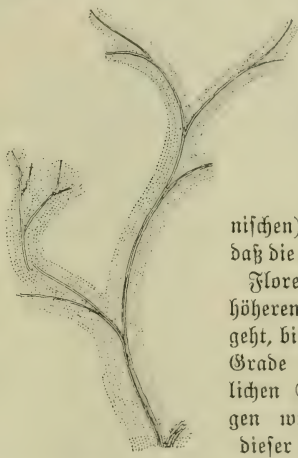


Abb. 13.
Haliserites Dechenianus, Unterdevon, tangartige Alge. (Nach Potonié.)

Etwas größeren Formenreichtum zeigt die Flora des Devons; obwohl auch hier noch Pflanzenreste im ganzen zu den Seltenheiten gehören, sind doch an gewissen Lokalitäten solche in zum Teil ziemlicher Menge gefunden worden, wie z. B. auf der Bäreninsel (Arktis), in Irland, in Böhmen, Belgien, weniger in Deutschland. Nennen wir zunächst wieder einige der niederen Organismen, so finden wir auch hier wieder Kalkalgen in allerdings weniger großer Menge bei der Gesteinbildung beteiligt. Unter diesen sind besonders interessant die Trochilisken, kleine runde Steinkörnchen mit schrägen Spiralen als Oberflächenskulptur, die trotz mancher Abweichungen sehr an die kleinen „Kerne" (Oogonien) der Armleuchtergewächse (Charazeen) erinnern deren „Kerne" durch ihre Spiralenskulptur trotz ihrer Kleinheit so sehr auffällige

Gebilde sind (Abb. 10); diese spielen noch heute als Kalkbildner im Süßwasser eine große Rolle. Andere interessante Algen sind die als Nematophycus (d. h. Gespinsttang) bezeichneten Objekte, die sich im amerikanischen und deutschen Devon finden; es sind langzylindrische Körper, bei denen noch die Gewebestruktur erhalten ist. Diese weist lauter einzelne, im übrigen völlig gleiche Einzel„fäden" (Zellen) auf, die keinerlei Verschiedenheit und auch — was bei höheren Gewächsen stets der Fall ist — keinerlei Zellwandskulptur gewahren lassen, also etwa wie unsere Tange, die Fukus-Arten, Laminarien usw., aufgebaut sind; im Unterdevon stellenweise häufig sind die wohl mit Recht als Seetangreste gedeuteten Haliserites (deutsch etwa Seefäden, Abb. 13), die bei Neunkirchen in der Eifel sich in solcher Massenhaftigkeit zusammengeschwemmt finden, daß hier eine Art Kohlenlager dadurch gebildet ist.

Abb. 14.
Psilophyton, Devon von Srbsko in Böhmen.
(Nach Potonié.)

Recht sonderbare und fremdartige Gewächse enthält zum Teil die Devonflora aus der Umgegend von Hostim und Srbsko in Böhmen, die anfangs für silurisch galt, woraus der österreichische Forscher Stur den Schluß zog, daß diese wegen des hohen Alters (s. S. 27) lauter Algen gewesen sein müßten; es sind jedoch allermeist Pteridophyten, Gewächse aus der Gruppe der Gefäßkryptogamen. Zunächst interessieren die auch im amerikanischen Devon vorkommenden Psilophyten (= Nacktpflanzen, wegen ihrer oft spärlichen Beblätterung), die schon äußerlich etwas an Bärlappgewächse erinnern (Abb. 14), ferner die über 1 m hochwerdenden Pseudosporochnus-Reste (Abb. 15), die am Gipfel der „Krone" Sporangien, Sporenbehälter, getragen zu haben scheinen, und die Hostimellen, oft ziemlich lange, hin und her gebogene, verästelte Pflanzen, die wohl Wasserpflanzen waren, da sie sich kaum als Luftgewächse aufrechterhalten haben können (Abb. 17).

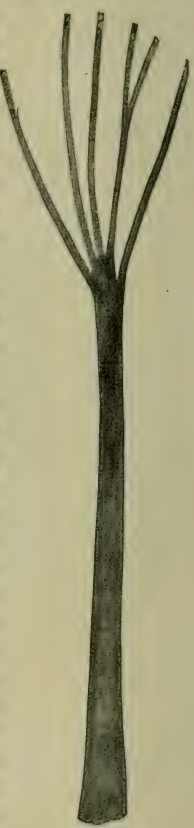


Abb. 15.
Pseudosporochnus.
Wie vorige Abb.

Von besonderem Interesse sind kleine, beblätterte Stämmchen, die durch die ganze Gestalt, die Oberflächenskulptur sehr an die riesigen Schuppenbäume (Lepidodendra) der Steinkohlenzeit erinnern, wie das beim Vergleich von Abb. 18 und 46 sich leicht ergibt. Man hat sie daher als Protolepidodendra (πρῶτος, der erste) bezeichnet; auffällig ist bei ihnen die gegabelte Blattspitze, eine Erscheinung, die wir in ähnlicher Weise auch bei den Vorfahren der Rohrgewächse des Karbons, den Kalamarien, aus-

gebildet finden. Die Gabelverzweigung spielt überhaupt in der paläozoischen Flora eine große Rolle, auf die wir später bei der Steinkohlenflora zurückkommen werden.

Recht hübsche Formen weisen schon die allerdings noch wenig zahlreichen Farne auf, fast nur Archäopteris-Arten (Abb. 16), also zur selben Gruppe, wie die silurischen gehörig. Dies sind meist ziemlich großblättrige Farne, die sich besonders durch eigentümliche Aderung auszeichnen, auf die wir hier kurz eingehen müssen, um das Primitive zu verstehen, das sich in der Aderungsweise ausprägt. Die Aderungsverhältnisse spielen überdies für die Systematik, die wissenschaftliche Gruppierung der fossilen Farngewächse, eine große Rolle, so daß wir sie schon aus diesem Grunde näher behandeln müssen.

Man kann speziell bei den Farnen — die höheren Gewächse fügen sich dieser Einteilung ebenfalls an — drei Hauptaderungstypen unterscheiden:

Abb. 16.
Archaeopteris hibernica.
Devon von Kiltorkan (Irland). G. L. A.

1. Die Fächer- oder Paralleladerung. Die Adern sind einander alle gleichartig; eine stärkere Mittelader ist nicht ausgebildet, und ebenso existieren zwischen den Adern keinerlei Querverbindungen (Beispiel Abb. 16).
2. Die Fiederaderung. Es ist eine Mittelader ausgeprägt, von der meist dünnere Seitenadern abgehen, die einfach oder verzweigt sein können (Beispiel Abb. 34).
3. Die Maschenaderung. Die Seitenadern vereinigen sich zu engeren oder weiteren Maschen, so daß ein Adernetz entsteht (Abb. 40). Eine weitere Komplikation bildet die sogenannte Doppelmaschenaderung, bei der die größeren Maschen wieder feinere und von feineren Adern umschlossene Maschen einschließen (vgl. Thaumatopteris unter den mesozoischen Farnen).

Im Laufe der Entwicklung der Pflanzenwelt treten die Aderungstypen in der Reihenfolge auf, in der sie oben angeführt sind. Die naheliegende Vermutung, daß es sich dabei um einen Fortschritt zugunsten der Pflanzen handelt, läßt sich leicht als richtig erkennen. Die Blattadern enthalten ja diejenigen Gewebeelemente, durch die die Versorgung des ganzen Blattes, ja der ganzen Pflanze, mit Wasser und Nährstoffen bewirkt wird. Wir können sie direkt mit einem Wasserleitungssystem vergleichen, wie es zur Versorgung eines Gemeinwesens — einer Stadt usw. — benutzt

wird; auch die Pflanze ist ja gewissermaßen ein Zellengemeinwesen, bei dem jeder Teil der Pflanze seine bestimmten Funktionen hat. Hat man eine Stadt mit Wasser durch eine Wasserleitung zu versorgen, so wird niemand so töricht sein, von einem oder mehreren dicht zusammenliegenden Punkten lauter ungefähr gleich dünne Leitungsrohre zu den Konsumenten zu legen, sondern es wird die Wassermasse in dicke Hauptleitungsröhren gefaßt, von denen dünnere seitwärts abgehen und noch dünnere usw., die dann schließlich die Konsumenten versorgen. Den erstgenannten unpraktischen Weg stellt — auf die Blattaderung übertragen — die Paralleladerung dar; sie ist die primitivste, zuerst auftretende und bei den ältesten blatttragenden Gewächsen ausschließlich anzutreffende Aderungsweise, die speziell die schon genannten Archäopteriden auszeichnet; vom Silur bis zum Unter-Karbon, der kulmischen Formation, ist sie der herrschende Adertypus. Heutzutage finden wir sie nur bei niedriger organisierten Gewächsen, wie z. B. Farnen — es sei z. B. an das Frauenhaar (Adiantum) erinnert — und an dem sonderbaren Ginkgobaum, von dem später die Rede sein wird.

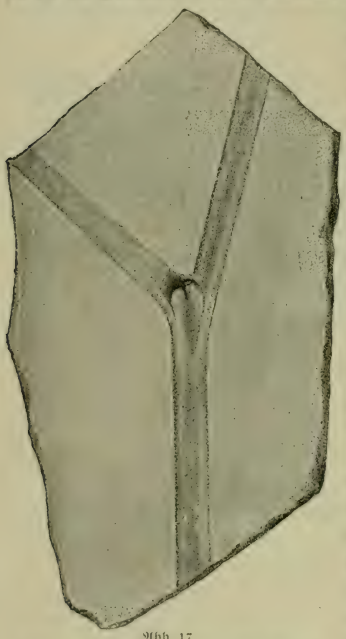


Abb. 17.
Hostimella hostimensis. Wie Abb. 14.

Abb. 18.
Protolepidodendron.
Wie vorige Abb.

In der kulmischen Formation treten zum erstenmal Gewächse mit fiederig geaderten Blättern auf, die im Produktiven Karbon, der eigentlichen Steinkohlenzeit, schnell das Übergewicht erreichen; bei ihnen ist eine Differenzierung, eine weitere Arbeitsteilung, eingetreten, indem dünnere und dickere Leitungsrohre angelegt werden in Gestalt der Mittel- und Seitenadern. Im mittleren Teil des Produktiven Karbons tritt uns zum erstenmal der Maschenaderungstypus entgegen, der insofern wieder einen offenbaren Fortschritt darstellt, als beim Versagen irgendeiner Seitenader die weiter abliegenden Blattflächen und -adern auf einem kleinen Umwege versorgt werden können, da ja alle Seitenadern miteinander in Verbindung stehen (Abb. 40).

Viele Millionen Jahre später erst tritt die noch kompliziertere Doppelmaschenaderung auf, nämlich erst lange nach Beginn des Mesozoikums, in der Keuperperiode; betrachtet man die Abbildung von Thaumatopteris unter den Jurafarnen, die ein Stück eines Farnblattes mit dieser Aderung darstellt, und hält

daneben ein Blatt unserer höchstentwickelten Gewächse, der Dikotyledonen, etwa ein Lindenblatt, so erkennt man, daß mit dieser Aderungsweise im Prinzip eigentlich diejenige dieser höchstentwickelten Gewächse erreicht ist. Und so ist es auch verständlich, wenn einmal ein Forscher einen solchen Farnrest für ein Platanenblatt angesehen hat, im übrigen ein sehr schwerwiegender Irrtum, da die dikotylen Gewächse erst viel später als diese sehr auffallenden Farngewächse auftreten, von denen der letzte Sproß an der Grenze der Jura- und Kreideformation — mit dem Ende des pflanzlichen Mesozoikums — ausstirbt, in der Wealdenperiode.

Kehren wir nun zu unserer Devonflora zurück. Wir hatten schon die Archäopteris-Arten dieser Flora erwähnt, mit ihrer ausgesprochen primitiven Fächeraderung, die der ganzen Gruppe so eigentümlich ist, und wir verstehen nunmehr auch, weshalb wir oben diese Struktur primitiv genannt haben. Wir haben damit den Charakter dieser Flora ziemlich erschöpft, wollen jedoch diese nicht verlassen, ohne eines höchst bemerkenswerten Fundes zu gedenken, der vor einigen Jahren von dem amerikanischen Forscher D. White bekanntgemacht worden ist. Es handelt sich um einen über 3 m hohen Baumstamm aus dem Mitteldevon von Nordamerika. Der ursprünglich ca. 5 m lange, unverzweigte Stamm legt zunächst noch bestimmter als der S. 30 erwähnte Pseudosporochnus Zeugnis davon ab, daß baumförmige Gewächse unter der Landflora dieser Periode vorhanden waren. Die Außenfläche zeigt meist Skulpturverhältnisse, wie sie bei den karbonischen Sigillarien sonst ähnlich vorhanden sind, einer Pflanzengruppe, die in einer viel späteren Periode auftritt. Indes steht das Vorkommen dieses Vertreters der baumförmigen Schuppenpflanzen, der Lepidophyten, doch nicht so isoliert da, wie es auf den ersten Blick scheint, da z. B. auch im oberen Devon der Bäreninsel sich Reste gefunden haben, die in diese Gruppe gehören und nach ihrem Ausmaß von baumförmigen Gewächsen — wenn auch nicht von besonderer Größe — herstammen. Dies gilt auch von den ebenfalls von der Bäreninsel stammenden, sehr eigenartigen Pseudobornien, die mit den Kalamitengewächsen verwandt sind. Das Auftreten dieser Gewächse ist theoretisch in diesen Schichten auch zu erwarten — die eine Gruppe soll ja schon im Silur auftreten (S. 28) —, da diese schon in der nächst höheren Stufe, dem Unterkarbon (Kulm), eine sozusagen dominierende Stellung einnehmen. Wir werden noch häufiger den Fall haben, daß die Charaktergewächse, die einer Periode floristisch den Stempel aufdrücken, in der vorhergehenden spurenweise, als untergeordnete Florenelemente auftreten; sie geben gewissermaßen eine andeutende Vorahnung der kommenden Verhältnisse, und das liegt ja auch durchaus im Sinne der Deszendenztheorie, der Entwicklungslehre, der gegenüber eine sprunghafte, plötzliche Entwicklung unverständlich wäre.

2. Die Pflanzenwelt der Steinkohlenformation (einschließlich der des Rotliegenden).

Gehören im Devon Pflanzenreste, insbesondere solche von Landpflanzen — besser gesagt, Reste einer Festlandsflora — immer noch zu den Ausnahmeerscheinungen, deren Seltenheit sie zu Kostbarkeiten der paläontologischen Museen macht, so ändert sich das Verhältnis schon bedeutend im unteren Teil der Steinkohlenformation. Allerdings, von Steinkohlenlagern ist in diesem unteren Teil der Steinkohlenformation noch wenig zu spüren (in Deutschland sind z. B. die jetzt ausgebeuteten Steinkohlen von Hainichen und Ebersdorf bei Chemnitz Kulmkohlen gewesen), doch verrät sich an vielen Punkten die Nähe des Festlandes in den pflanzenführenden Schichten außer durch die oft große Anzahl dieser Pflanzen durch das Auftreten grobkörniger Sandsteine, von konglomeratartigen* Gesteinen, die auf Strandgeröllzonen hinweisen, in die die etwa in der Nähe wachsenden Landpflanzen — wie jeder Besucher der Seeküste weiß — leicht hineingeraten und von denen eingehüllt sie sich als Fossilien erhalten konnten. Der Gesamtcharakter der kulmischen Flora trägt noch ein ziemlich ähnliches Gepräge wie die oberdevonische; auch hier sind Farne aus der Familie der Archäopteriden, über die wir bereits oben gesprochen haben, vorhanden, zu denen dann eine Reihe von Gewächsen treten, deren Verwandte in der darauf folgenden Zeit der eigentlichen Kohlenbildung, der Produktiven Steinkohlenzeit, in erdrückender Individuenfülle sich einstellen und zu den Beherrschern der Karbonflora werden. Sehen wir uns diese zum Teil sehr charakteristischen Kulmgewächse etwas näher an!

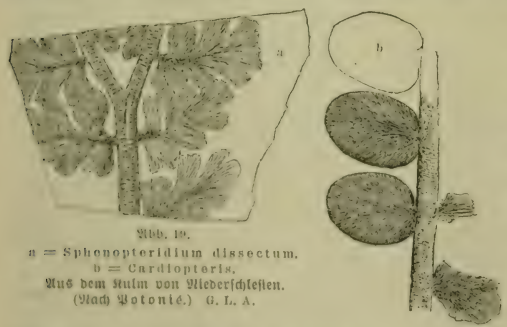


Abb. 19.
a = Sphenopteridium dissectum.
b = Cardiopteris.
Aus dem Kulm von Niederschlesien.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Unter den Farnen nimmt die Archäopteridenfamilie entschieden die erste Stelle ein, und ihre meist ziemlich großblättrigen, mit der charakteristischen Fächeraderung auf den Blättchen versehenen Angehörigen sind schon äußerlich sehr in die Augen fallende Objekte. Die Gattung Archäopteris, die wir im Devon kennen gelernt hatten, ist hier zwar kaum noch vertreten; an ihre Stelle treten Formen wie die Adiantites**, Rhacopteris (ῥάκος [rhákos]) zerrissener Stoff, wegen der häufigen Zerschlitzung der Blattfläche: s. Abb. S. 41), Sphenopteridium (wegen der Ähnlichkeit mit Sphenopteris, S. 46), Cardiopteris (Herzfarn) u. a., von denen wir S. 28 und oben einige abgebildet haben.

* Konglomerat nennt man in der Geologie ein Haufwerk von großen und kleinen abgerollten Gesteinstücken, die durch ein Bindemittel feineren Korns zu Gestein verbunden sind.

** Von Adiantum, dem bekannten lebenden Frauenhaarfarn; die bei Fossilien häufig wiederkehrende Endung ites deutet meist auf eine mehr oder weniger große, vielfach aber rein äußerliche Ähnlichkeit der Fossilien mit den im Stammwort enthaltenen Pflanzen.

Charakteristisch ist bei vielen dieser Farne, besonders bei den Sphenopteridien, die gabelige Verzweigung der Wedelstiele. Wir weisen gleich hier kurz darauf hin, daß diese heute so ungewöhnliche, außer bei einigen Lebermoosen sonst bei Meerestangen so gewöhnliche Verzweigungsart — die sich auch in der Blattaderung der Archäopteriden ausprägt, deren Adern sich nur durch ein- bis mehrmalige Gabelung verzweigen — im Paläozoikum zu den allergewöhnlichsten Verzweigungsarten gehörte, die besonders auffällig bei den großen, später zu besprechenden baumförmigen Lepidophyten ausgesehen haben muß. Neben diesen herrschenden alten Typen treten aber bereits im Karbon — wenn auch in zurücktretender Anzahl — eine Reihe von Farngewächsen auf, die erst in dem folgenden Horizont, dem untersten Teil des Produktiven Karbons (Waldenburger Schichten), ihre höchste Entwicklung erreichen, wo dann die typisch kulmischen Pflanzen — soweit sie noch vorhanden sind — in den Hintergrund treten. Von allgemeinerer Bedeutung ist an der Karbonfarnwelt, daß hier zum erstenmal Gewächse mit fiederiger Blattaderung auftreten, also ein Teil der Pflanzen — es handelt sich hier speziell um Farne — bereits zu einem komplizierteren, aber vorteilhafteren Aderungstypus vorgedrungen ist; hierher gehören eine Neuropteris-Art, eine Pecopteris — und andere Formen, die wir bei der eigentlichen Steinkohlenflora näher kennen lernen werden.

Ebenfalls erst in kleinen Andeutungen ist im Kulm die Familie der im Oberkarbon in einer ganzen Anzahl von zum Teil sehr charakteristischen Arten entwickelten Keilblattfamilie vorhanden (Sphenophyllazeen, s. S. 52); als dieser Familie angehörig hat man früher die Blätter eines andern Gewächses angesehen, das in diesen Horizonten sehr häufig ist, des ältesten Vertreters der Kalamitengewächse nämlich, die im Oberkarbon so ungemein häufig sind: des Asterocalamites scrobiculatus (Calamites transitionis), von dem wir in Abb. 20 eine Anschauung geben. Wir müssen bei diesem Gewächs ein wenig verweilen und können bei dieser Gelegenheit bereits etwas über die eigentlichen Kalamiten, die ebenfalls im Kulm schon auftreten, vorausnehmen.

Die Abb. 20 zeigt die Art und Weise, wie wir die Pflanze, die groß, zum Teil baumförmig groß gewesen ist, gewöhnlich im Gestein erhalten finden, als gegliederte, wie z. B. die Gräser in einzelne Stengelglieder geteilte Steinkerne, bei denen die Stengel„knoten“ durch die horizontalen Linien angedeutet werden, nach denen die Steinkerne oft sehr leicht zerbrechen. Außerdem sind charakteristisch die zahlreichen, bald breiten, bald schmäleren Längsriefen, die über die Knotenlinien (Nodiallinien) gradeswegs durchgehen, wie auch bei den Stengel-

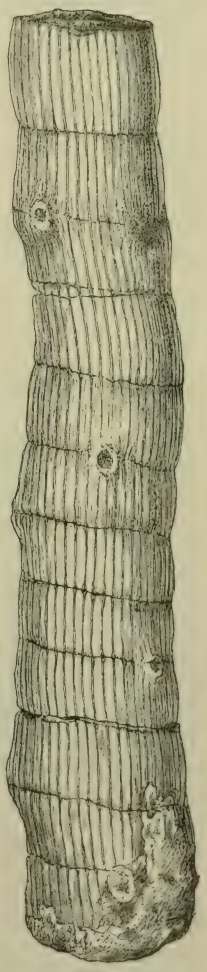


Abb. 20.
Asterocalamites scrobiculatus.
Kulm von Magdeburg.
G. L. A.

gliedern der Sphenophyllen; bei den eigentlichen oberkarbonischen Kalamiten sind jedoch diese Linien an jedem Knoten abgesetzt, wie dies z. B. Abb. 44 S. 53 erkennen läßt. Was wir in den Abbildungen vor uns sehen, ist nun keineswegs die Pflanze selbst, sondern deren Marksteinkern (Markausguß, S. 10); der eigentliche Stammteil, der also um diese bei den Kalamiten sehr früh entstehende Markhöhle sich befindet, haftet öfters in Gestalt einer in Kohle verwandelten Schicht dem Steinkern an. Die Oberfläche von Kalamitenstämmen bekommt man ziemlich selten zu Gesicht, selten in Anbetracht der ungeheuren Massenhaftigkeit, mit der diese Stämme im Karbon auftreten.

Der Name Calamites ist hergenommen von Calamus (das Rohr, Schilfrohr). Die Kalamiten besitzen zwar mit den Schilfgewächsen der Gräserfamilie entwicklungsgeschichtlich keinerlei Verwandtschaft, um so mehr aber pflanzenphysiognomisch; sie wuchsen wie das Schilfrohr als Röhrichtbestände am oder auch im Wasser, und die Stengelglieder des Schilfrohrs haben im zersetzten Zustande eine äußerlich oft frappante Ähnlichkeit mit Kalamitenstengelgliedern, wenigstens mit deren uns gewöhnlich allein aufbewahrten Marksteinkernen.

Es gibt heute noch eine Gruppe der Pteridophyten, der farnhaften, sporentragenden Gewächse (zu denen auch, trotzdem es kaum so erscheint, die Kalamarien gehören), die in näherer Verwandtschaft zu den Kalamitengewächsen stehen und ebenfalls als Röhrichtbildner noch eine gewisse Rolle spielen: die Schachtelhalme, jene altbekannten, heute seltener in reinen Beständen als vielmehr im Schilfröhricht untergemischt auftretenden Gewächse, deren äußere Ähnlichkeit mit den Kalamiten (Taf. I) sehr augenfällig ist. Trotz mancher Abweichungen hat man deshalb schon früh diesen Zusammenhang erkannt. Fertigt man von einem größeren getrockneten Schachtelhalm, etwa Equisetum giganteum, das bei uns an feuchten, quelligen Laubwaldstellen nicht ganz selten ist, einen künstlichen Markausguß, so ähnelt dieser sehr einem kleinen Kalamitensteinkern; und zugleich können wir bei diesem Experiment die Entstehung der Längsriefen sehr leicht verfolgen. Es sind die Eindrücke der den Stengel längs durchziehenden Leitbündel, der Wasser und Nahrung leitenden Stränge, die als festere Elemente beim Trocknen aus dem stärker zusammensinkenden Grundgewebe als erhabene Leisten heraustreten. Wir würden auch an dem künstlichen Markausguß, wenn er sich über mehrere Stengelglieder erstreckt, bemerken, daß die Längsriefen wie bei den Kalamiten an jeder Knotenlinie absetzen (indem die eine Riefe nach unten und oben in die Lücke der darüber oder darunter beginnenden paßt), und können hieraus mit Recht schließen, daß der Leitbündelverlauf bei den Schachtelhalmen und ihren großen paläozoischen Vorfahren prinzipiell gleich war. Im übrigen bestehen aber eine ganze Reihe von Verschiedenheiten, die wir in ähnlicher Weise später bei Vergleich der paläozoischen Lepidophyten mit ihren heutigen zwerghaften Verwandten wiederfinden. Die Dicke der Kalamiten, die Mächtigkeit dieser Gewächse, hängt mit einer Eigenschaft zusammen, die unsere heutigen Bäume (bis auf die großen Gräser und die Palmen) ebenfalls besitzen: dem nachträglichen Dickenwachstum. Wie unsere Bäume, die Koniferen, die Laubbäume, durch ein besonderes Bildungsgewebe (das sogenannte Kambium) jährlich dem Holzkörper sowie der Rinde neue Gewebe durch ständigen Zuwachs zuführen, so auch die Kalamiten, Lepidophyten usw.; dieser Eigenschaft ermangeln die heutigen Schachtelhalme aber gänzlich, und schwache Spuren, die man

von dieser Fähigkeit bei den fraglichen Gewächsen von heute entdeckt hat, sind vielleicht Erinnerungen an einst bei ihren Vorfahren vorhandene Verhältnisse.

Weitere Beziehungen zwischen den genannten Gewächsgruppen klarzulegen, sparen wir uns bis zur Behandlung der Kalamiten im Oberkarbon auf; nur auf die Verschiedenheit der Beblätterung sei noch hingewiesen, da wir sie bei unserem Asterocalamites gleich besprechen müssen. Die Blätter der heutigen Schachtelhalme sind wenig blattartig; es sind Scheiden, die den Stengel am Grunde jedes Stengelknotens umschließen. Bei den Kalamiten zerfallen jedoch diese „Scheiden" in einzelne Blätter, die sich bald sternförmig ausbreiten (Annularia, S. 54), bald ein aufwärts gerichtetes Büschel bilden (Asterophyllites, S. 54), das äußerlich sehr schachtelhalmartig aussieht.

Abb. 21.
Lycopodium clavatum,
der bei uns häufigste lebende Bärlapp.

Eine ähnliche Beblätterung hatte auch unser Asterocalamites, nur weichen seine Blätter dadurch von den sonstigen Kalamiten sehr ab, daß sie gabelige Verzweigung besitzen, wodurch sie sehr an gewisse Keilblattgewächse erinnern (Abb. 43), mit denen sie auch verwechselt wurden. Da die im Stamm verlaufenden Leitbündel in die Blätter als „Blattadern" ausmünden, so erhalten wir dadurch für den Asterokalamiten eine heute ganz ungewöhnliche, wenn man so sagen darf, veraltete Blattstellung, indem nämlich die Blätter gerade übereinander stehen (Superposition). Da wir an den anders verlaufenden, abwechselnden Riesen der eigentlichen Kalamiten schon im Karbon bemerken, daß hier die Blattstellung bereits geändert ist, nämlich so, daß die Blätter des einen Quirls in die Lücken des nächst oberen oder unteren fallen, so können wir vermuten, daß hiermit ein Vorteil für die Pflanzen verbunden ist. Dem ist in der Tat so; am auffälligsten zeigen dies die Pflanzen mit paarweise gegenständigen Blättern, bei denen die einzelnen Blattpaare abwechselnd („kreuzweise gegenständig") sind, wodurch einer Beschattung der tiefer stehenden Blätter durch die oberen vorgebeugt und eine bessere Belichtung der Blattflächen gewährleistet wird. Bei den feinspreitigen, haarfeinen Blättern unserer Asterocalamites mag die gegenseitige Lichtentziehung noch nicht viel ins Gewicht gefallen sein gegenüber den vollspreitigen, großen Annulariablättern. Es drückt sich in mancher Beziehung also eine — sagen wir — Rückständigkeit der zeitlich früheren Asterokalamiten gegenüber den späteren aus, und man hat diese Gruppe als Protokalamariazeen (πρῶτος der erste) bezeichnet. Wir erinnern schließlich noch daran, daß die „ersten Lepidodendren" (Protolepidodendren S. 32)

im Devon ebenfalls Gabelblätter haben, die eigentlichen Lepidodendren usw. aber nicht, so daß wir bei diesen Gewächsen in dieser Beziehung eine Art von Parallelentwicklung zu den Kalamitengewächsen haben.

Schon häufiger erwähnten wir die baumförmigen Lepidophyten, die großen Schuppenbäume der karbonischen Flora. Wir müssen diese nunmehr ebenfalls einer genaueren Besprechung unterziehen, da sie in der kulmischen Flora in einigen Arten schon eine bedeutende Rolle spielen. Wie bei den Kalamitengewächsen, so haben wir bei den Lepidophyten ein ähnliches Verhältnis bezüglich deren noch lebenden Nachfahren oder besser gesagt: Verwandten; waren die Kalamiten gewissermaßen ins Gewaltige vergrößerte Schachtelhalmgewächse, so kommen wir den Lepidophyten näher, wenn wir uns unsere heutigen Bärlappgewächse zu Baumdimensionen vergrößert denken. Die Bärlappgewächse sind heute Kräuter, die oft sehr zierlich und zart sind wie die kleinen Selaginellen und zum Teil die eigentlichen Bärlapparten, von denen die bekannteste Lycopodium clavatum ist (Abb. 21). Die bedeutendere Größe erstreckt sich wie bei den Kalamiten sowohl auf den Stamm, der auf der Oberfläche mit sehr charakteristischen, ornamentalen Blattpolstern versehen ist (daher Schuppenbäume, Abb. 46), wie auf die Blätter und sporentragenden Zapfen der Bäume. Eine Vorstellung von deren äußerem Anblick gibt die Rekonstruktion auf Taf. I. Außerordentlich auffällig ist die ausgesprochen gabelige Verzweigung, die sich sowohl an der Krone wie an den unterirdischen Organen, den Wurzelstöcken dieser Pflanzen, den bekannten Stigmarien (stigma die Narbe, wegen der Narben auf der Oberfläche; Abb. 22 und die Tafel) zeigt. Die Dicke des Stammes rührt auch hier, wie bei den Kalamiten, von nachträglichem Dickenwachstum her, und auch in dieser Hinsicht stehen die Lepidophyten in ähnlichem Verhältnis zu den Bärlappen wie die Kalamiten zu den Schachtelhalmen. Ihre Blätter fielen später von den Blattpolstern ab und liegen daher oft massenhaft in den karbonischen Schiefern umher, nicht selten auch ihre Zapfen, die zum Teil von über Fußlänge sind und eine außerordentliche Masse von Sporen produziert haben müssen. Ein soge-

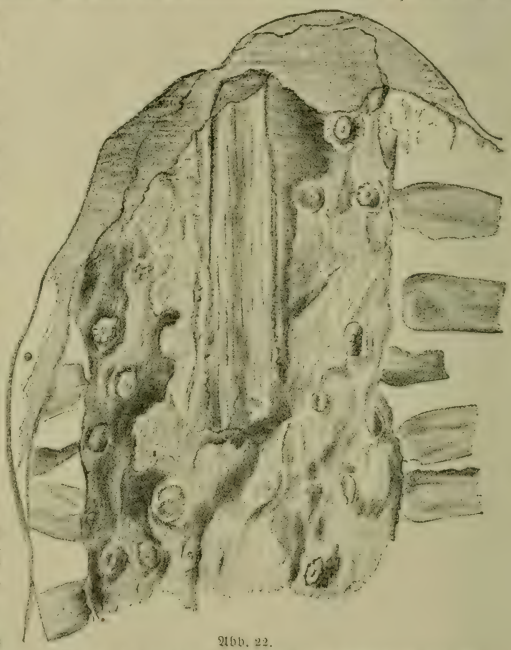


Abb. 22.
Stigmaria ficoides, Wurzelstock von Lepidophyten mit den anhaftenden Wurzelorganen. G. L. A.

nannter Schwefelregen, wie das Volk den auch heute noch vorkommenden massenhaften Fall von Blütenstaub bezeichnet, kann also bei diesen Gewächsen etwas ganz Gewöhnliches gewesen sein. Eine Eigentümlichkeit, die auch die heutigen Selaginellen (nicht die eigentlichen Bärlappe), ferner die kleinen Wasserfarngewächse haben, und die wir auch bei den Kalamiten erwähnt hatten, findet sich hinsichtlich der Sporenbildung bei den Lepidophyten: sie produzieren zweierlei Sporen, Makro- und Mikrosporen, bei denen die Mikrosporen den männlichen Teil darstellen.

Der Name Schuppenbaum paßt speziell auf die eine Gruppe der Lepidophyten, die Lepidodendren mit den schon genannten fisch- (schuppen-) förmigen Blattpolstern, weniger auf die andere große Gruppe dieser Gewächse, die Siegelbäume (Sigillarien), bei denen die ungefähr sechseckigen Blattnarben auf Längsrippen oder mosaikartig zusammengedrängt etwa wie Bienenwaben angeordnet sind; bei einer andern Gruppe stehen sie ohne weitere Verbindung auf der ziemlich glatten Stammrinde. Wir werden später einzelne dieser Vertreter kennen lernen; wir sparen uns das noch auf bis zur Flora des Oberkarbons; im Kulm fehlen diese Gewächse noch vollständig. Sehr eigentümlich sind die Blütenzapfen dieser Sigillarien angeordnet; sie entspringen im Kreise unmittelbar dem blattlos gewordenen Stamm oder den Ästen, eine Erscheinung, die auch an Lepidodendron-Ästen vorkommt (Tafel I oben links).

Die dritte, kleinste Gruppe der Lepidophyten hatten wir schon als angeblich im Silur vorkommend erwähnt: die Bothrodendren, die auch im Kulm eine Rolle spielen, weniger bei uns als in Rußland, wo im Kulm der Moskauer Gegend in größter Menge sich die Hautgewebe solcher Gewächse zu kleinen Kohlenlagern angeschwemmt finden, die sich durch die kleinen Närbchen oder die von diesen stammenden Löcher leicht erkennen lassen (Abb. 1c).

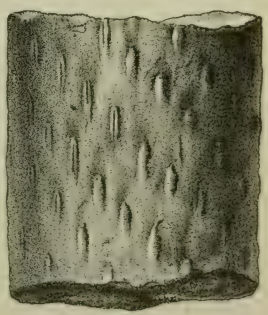


Abb. 23.
Knorria, aus dem Kulm des Harzes.
G. L. A.

Wenden wir uns zu unsern Kulmgewächsen zurück, so haben wir hier, wie schon gesagt, noch keine Sigillarien, dagegen mehrere Lepidodendren, von denen das schön gebänderte Lepidodendron Veltheimi das bekannteste ist, im Prinzip der Abb. 46 ähnlich. Daneben kommen die Stigmarien, ihre Wurzelkörper, in ziemlicher Menge vor, und sehr häufig sind in diesen Schichten die sogenannten Knorriastämme, von denen Abb. 23 eine Vorstellung gibt. So verschieden sie auch äußerlich von den Lepidodendron-Rinden aussehen, so sind sie doch weiter nichts als ebenfalls Lepidodendren. Diese stellen sich uns nämlich keineswegs immer in der Weise dar, wie es Abb. 46 zeigt, sondern oft — unter Umständen sogar meist — in sogenannten Erhaltungszuständen, von denen wir schon in der Einleitung sprechen mußten, weil sie eben bei den fossilen Pflanzen so ungeheuer oft auftreten. Die Wülste der Knorria, die in der Anordnung etwa den Blattpolstern entsprechen, entstehen dadurch, daß bei den durch Überschwemmung und Zersetzung weitgehend entrindeten Stämmen die im Stamme steil abwärtsgehenden Blattstränge — Leitbündel — bloßgelegt und ihrerseits mit Schlamm erfüllt und abgedrückt werden, was die Gewebeverhältnisse

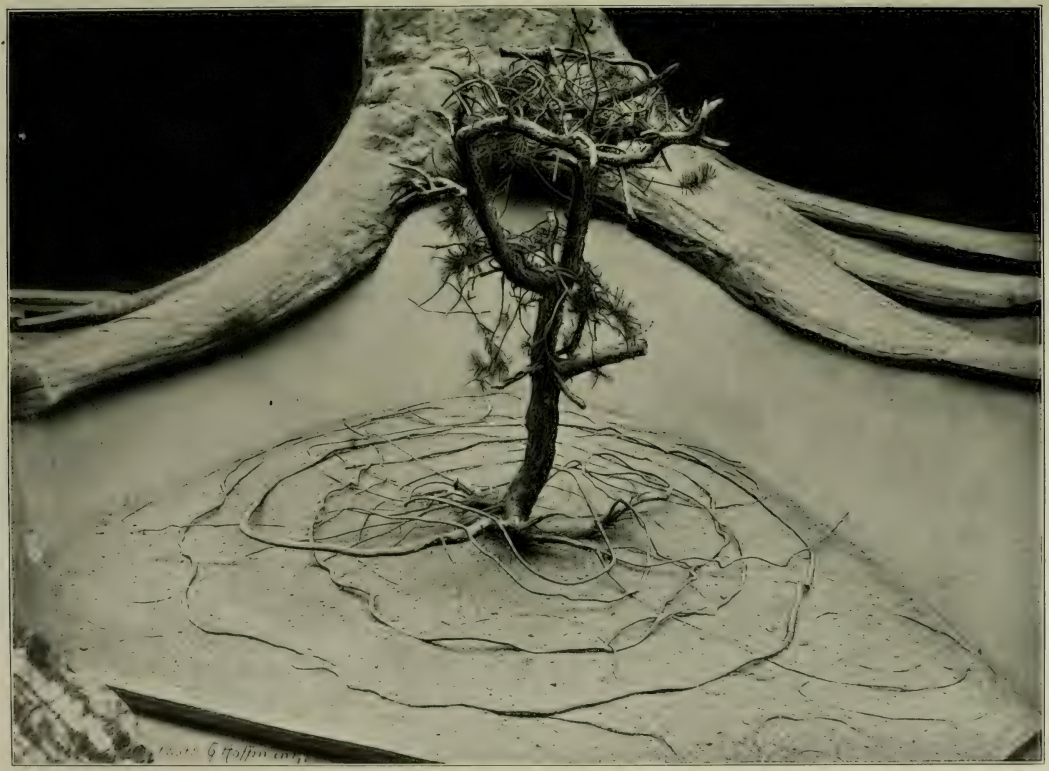
noch besonders begünstigen. Daß ein solcher Abdruck eines entrindeten Stammes so sehr anders aussieht wie die Oberfläche, ist begreiflich, wenn wir uns das Beispiel des Holunders vor Augen halten, das wir früher (S. 10) herangezogen hatten. Es gibt außer den Knorrien noch andere Erhaltungsformen von Lepidodendren, die noch anders aussehen und wie die Knorrien von den Entdeckern für besondere Gewächse gehalten wurden, wie die Bergerien, Aspidiarien u. a. m.

Daß solche Erhaltungszustände gerade im Kulm häufig sind, liegt daran, daß die Pflanzen hier fast durchweg einen mehr oder weniger weiten Transport erlitten haben, wodurch Entrindung und dgl. zu einer sehr gewöhnlichen Erscheinung wurden. Auch andere Lepidophyten zeigen solche Erhaltungszustände, auch die Sigillarien, deren entrindete Exemplare, die Syringodendren, in größter Massenhaftigkeit die Karbonschichten erfüllen. Daß um diese Steinkerne herum oft noch der äußere Teil des Stammes in Gestalt einer mehr oder weniger dicken Kohlenschicht herumsitzt, kann uns nach dem, was wir bei den Kalamiten kennen gelernt haben, nichts Neues sein; es ist das wegen der Entstehungsweise der Steinkerne eine ganz allgemeine Erscheinung bei der fossilen Erhaltung geeigneter Stammreste.

Stellt auch, wie wir aus den wenigen Angaben über die Kulmflora ersehen, diese gegenüber der devonischen bereits eine ganze Reihe neuer Typen in reicher Entwicklung zur Schau, so ist das doch noch sehr wenig im Vergleich zu der großen Formen- und Individuenfülle der Gewächse, die uns aus der Produktiven, eigentlichen Steinkohlenformation erhalten sind, die zugleich die Lieferanten des kostbarsten Minerals gebildet haben, das die Erde birgt: der Steinkohlen. Von dem Reichtum dieser Flora werden wir nun ein Bild zu entwerfen haben.

3. Die Pflanzenwelt der eigentlichen Steinkohlenzeit.

Es ist nicht nur der Formenreichtum, in dem uns nunmehr die paläozoische Flora entgegentritt, nicht nur das allgemeine alte Interesse, das man dieser Flora unter den ausgestorbenen Pflanzenwelten entgegenbringt, das sich schon dadurch erklären würde, daß hier zum erstenmal reiche Funde einen zum Teil recht genauen Einblick in die Vegetationsverhältnisse einer uralten geologischen Periode gestatten, — es ist vielmehr noch ein anderer Grund, der auf petrographischem und ökonomischem Gebiet liegt und sich gerade für unser deutsches Vaterland besonders aufdrängt, vorhanden, weshalb diese Flora eine gesonderte Behandlung erheischt. Wir hatten ihn schon mehrfach angedeutet: es sind die Steinkohlenlager, die von nun an bis zum Ende dieser Periode in vertikal und lokal wechselnder Menge und Mächtigkeit den Schichten — Sandsteinen und Tonschichten meist — eingelagert sind, und deren Gewinnung durch die dabei gemachten Funde auch die Kenntnis der fossilen Flora, deren massenhaft angehäufte Reste sie zusammensetzen, außerordentlich bereichert hat. Zwar gibt es in anderen Weltteilen — in kleinem Maßstabe auch in Europa — mächtige Steinkohlenlager auch in jüngeren (mesozoischen und selbst känozoischen) Schichten, so daß für manche Gebiete der Erde eine andere Periode als „Steinkohlenzeit" bezeichnet werden müßte.



Seitenansicht des großen Stigmaria mit Stamm im Lichthof der Geologischen Landesanstalt in Berlin
Davor eine kleine Hochmoorkiefer, ebenfalls mit horizontal ausgebreiteten Wurzeln

Originalaufnahme von G. Hoffmann

KOSMOS
NATURFÜHRER
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Indes birgt in Amerika und Europa, von dem sowohl die Entwicklung der Geologie wie die Ausbeutung der Kohlenlager ihren Ausgang genommen hat, die danach benannte karbonische Steinkohlenzeit die so überwiegende Masse der Steinkohlen, daß der Name Steinkohlenzeit (Karbon) sich für diese Periode gewissermaßen von selbst ergab.

Die Dauer der Steinkohlenzeit (ungerechnet die Kulmzeit) war außerordentlich lang und erstreckte sich vielleicht über Millionen Jahre. Haben sich doch in ihren im ganzen bis gegen 4000 m mächtigen Schichten z. B. im Ruhrgebiet etwa 200 Steinkohlenflöze, wie man die „Lager" meist nennt, im Donezgebiet (Rußland) angeblich sogar 225 Flöze abgelagert, und wenn man die Bildungsweise der Mehrzahl der Steinkohlenflöze betrachtet (vgl. S. 60), so ergibt sich schon hieraus eine unfaßbar lange Dauer dieser Periode, wobei man noch berücksichtigen muß, daß außer den Steinkohlen auch noch die viel mächtigeren Sedimente abgelagert worden sind. Es ergibt sich von selbst, daß in so langen Zeiträumen nicht eine einheitliche Flora die Steinkohlenländer bewohnt haben kann. Vielmehr läßt sich gerade in der Steinkohlenzeit, wo aus den meisten Horizonten ausreichend Pflanzenreste bekannt sind, ein ganz allmählicher Wechsel der Flora durch das Aussterben vorher dominierender Elemente, das allmähliche Auftreten und dann die Vorherrschaft neuer Elemente beobachten, so daß wir in zeitlich einigermaßen auseinanderliegenden Schichten eine sehr verschiedene Pflanzenwelt entwickelt finden. Wir müßten daher, um eine erschöpfendere Darstellung der Karbonflora geben zu können, die Flora der einzelnen Teilperioden jeweils für sich betrachten. Das würde aber über den Rahmen des Buches weit hinausgehen und einen unverhältnismäßig großen Raum einnehmen; da es andererseits eine Anzahl von Gewächsen gibt, die durch eine größere Schichtenmächtigkeit — zum Teil fast das ganze Produktive Karbon hindurch — sich erhalten haben, so würden viele Dubletten vorkommen. Wir geben daher im folgenden eine generelle Übersicht über die Pflanzenwelt der Steinkohlen, in die wir aus bereits früher (S. 20 ff.) genannten Gründen die der unteren Dyas, des Rotliegenden, einbeziehen müssen, und werden das genauere geologische Vorkommen gewisser Pflanzen, wo nötig, hervorheben.

Abb. 24.
Rhacopteris asplenites, letzte Archäopteride im mittleren Prod. Karbon. (Nach Potonié.)

Die Archäopteriden, vordem die tonangebenden Farne, spielen nur noch in den untersten Schichten des Prod. Karbons und hier auch nur eine beiläufige Rolle; nur Rhacopteris (Abb. 24), der letzte Nachläufer einer einst zahlreichen Verwandtschaft, tritt noch häufig in Böhmen im mittleren Produktiven Karbon auf.

Zu den schönsten und zierlichsten Pflanzenformen der karbonischen Flora gehören die Farngewächse, deren bald großblättrige, bald selbst haarfein zerteilte Wedelreste sich sehr häufig in den Tonschiefern über den Flözen (im „Hangenden" der Flöze) und auch sonst finden und zu den Schmuckstücken der paläontologischen Museen gehören. Wir sind über die Art und Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gewächse zum Teil gut

unterrichtet und kennen auch deren Stämme recht gut, die sich besonders im Rotliegenden mancher Gegenden (in Deutschland z. B. bei Chemnitz in Sa.) echt versteinert in wunderbarer Erhaltung, und zwar verkieselt, vorfinden (Abb. 26) und schon lange unter dem Namen Psaronius (Staarstein) bekannt sind. Die Farne treten in der Karbonzeit wie heute in verschiedenen Wachstumsformen auf; einige ähnelten im ganzen sehr unseren heutigen Baumfarnen mit ihrem bekannten grünen zart-duftigen Wedelschirm am Gipfel (Taf. I), der dem „Farnbaumwald" von heute etwas so Märchenhaftes verleiht. Andere dagegen zeigen einen Stamm mit zwei Zeilen einander gerade gegenüberstehender Blattnarben (Abb. 27), woraus sich eine heute ganz ungewöhnliche, ebenfalls zweizeilige Beblätterung ergibt, die dem berühmten Baum der Reisenden auf Madagaskar (Abb. 25) seine abenteuerliche Gestalt verleiht. Man nennt diese Stämme Megaphyton; die andern mit der schirmförmigen Krone, Caulopteris, zeigen wie die heutigen Farnbäume zahlreiche, ringsherum in Schrägzeilen stehende Narben, die Abfallstellen der Einzel-

Abb. 25.
Ravenala madagascariensis,
„Baum der Reisenden" aus der Bananenfamilie,
mit zweizeilig stehenden Blättern.

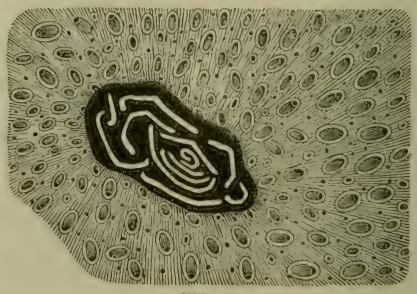


Abb. 26.
Querschnitt durch einen echt versteinerten Farnstamm
(Psaronius) aus dem Rotliegenden.

wedel kennzeichnend; oft umhüllt ein dichter Luftwurzelmantel wie heute die Basis der Stämme; der äußere Teil unserer Abb. 26 zeigt diesen Mantel quer durchschnitten. Recht ungewöhnlich mutet wiederum eine andere Gruppe von Farngewächsen an, die als Schlinggewächse an den größeren Bäumen des Karbonwaldes emporkletterte; sie haben verhältnismäßig schwache „Stämme", aus deren Biegsamkeit sich entnehmen läßt, daß sie freistehende Luftgewächse nicht gewesen sein können, da ihre Eigenstandfestigkeit nicht zur Aufrechterhaltung der Pflanze hinreichte. Diese Farnlianen — so könnte man sie nennen — gaben zweifellos dem im übrigen etwas steifleinenen Karbonwald etwas

höchst Charakteristisches und brachten neben den im Unterholz wachsenden Farnbäumen willkommene Abwechslung in die augenscheinlich die gerade Linie betonende karbonische Baumvegetation. Auch büschelförmig wachsende Bodenfarne, wie diejenigen unseres Vaterlandes, waren zweifellos vorhanden (Taf. I unten links). Sehr bemerkenswert sind unter den Farnen viele Typen, die zu einer gabeligen Verzweigung ihrer Wedel neigen oder diese sogar ständig besitzen. Auf der Karbonlandschaft gehören die Schlingfarne an dem Lepidodendron links im Mittelgrund zu dieser Art (Sphenopteris Hoeninghausi, Mariopteris muricata), beide in den betreffenden Perioden der Steinkohlenzeit sehr häufige und integrierende Bestandteile der Farnflora.

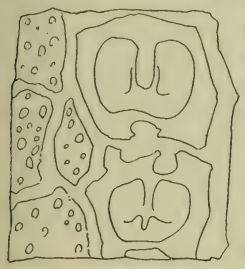


Abb. 27.
Megaphyton-Farnstamm.
(Nach Potonié.)

Daß wir es in den karbonischen „Farnen" wirklich mit solchen zu tun haben, läßt sich nicht nur aus dem charakteristischen Laube entnehmen, sondern wir kennen bei einer großen Anzahl solcher Farne auch die die Unterseite bedeckenden oder besonders ausgebildeten Sporenhäufchen (Sori mit Sporangien), wie uns z. B. Abb. 28 zeigt. Bei den lebenden Farnen beruht auf diesen Organen die Systematik, die wissenschaftliche Gruppierung der Farngewächse und die Erhaltungsweise der fossilen Farnsporangien, bei denen man oft sogar noch die darin enthaltenen Sporen durch besondere Verfahren herausholen kann (S. 12), ist oft so gut, daß man die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse dieser Gewächse noch herausbringen kann. Man hat auf diese Weise Verwandte der lebenden Königsfarnfamilie (Osmundazeen), der Gleichenienfamilie nachweisen können, und besonders zahlreich sind Angehörige der heute in den Tropen und Subtropen verbreiteten, jetzt wenig zahlreichen Familie der Marattiazeen vorhanden gewesen, deren Sporangienhäufchen sich durch charakteristische Verwachsung auszeichnen. Dorthin gehören z. B. die am häufigsten mit Sporenhäufchen sich findenden Pecopteris-Arten u. a. mehr.

Abb. 28.
Sphenopteris Brongniarti aus dem Karbon, mit Sporangienhäufchen. G. L. A.

Bei einer großen Zahl — ja bei der Überzahl — der fossilen Farngewächse überhaupt sind wir jedoch über die für die Vergleichung mit den lebenden Pflanzen ausschlaggebenden Verhältnisse der Sporen und Sporangien gänzlich im Dunkeln; es gibt in unserer karbonischen Flora eine ganze Reihe von „Farnen", z. B. die Alethopteris-, Neuropteris-, Lonchopteris-, Callipteris-Arten, bei denen man noch nie mit Sicherheit Sporangienhäufchen oder Spuren davon bemerkt hat. Schon früh ist man daher auf den Gedanken gekommen, daß in diesen Pflanzen vielleicht gar keine Farne zu erblicken sind, wenn sie auch äußerlich so aussehen, und in neuerer Zeit ist man darauf verfallen, diese und andere als samentragende Pflanzen, als Gymno-

spermen, also bedeutend höher organisierte Gewächse, anzusprechen, worauf wir später (S. 57) noch kurz zurückkommen werden.

Bei dieser Sachlage ist es nur natürlich, daß man zur Unterbringung der fossilen Farngewächse, da die gebräuchliche Methode wegen des Fehlens der nötigen Organe nicht anwendbar ist, zu anderen Anhaltspunkten seine Zuflucht nehmen muß. Die Versuche, die von Göppert und Stur gemacht wurden, trotzdem die fossile Farnwelt in ein „natürliches" System zu zwängen, sind gescheitert, und man ist im Prinzip auf das Beispiel des weitblickenden genialen Ad. Brongniart zurückgekommen, der zum Klassifikationsprinzip die Art der Aderung und die äußere Form der kleinen Einzelblättchen („Fiederchen") dieser Gewächse auswählte. Obwohl nun durch dieses ganz künstliche System manches provisorisch zusammenkommt, was im Sinne der rezenten Systematik miteinander vielleicht wenig zu tun hat, sind doch auf diese Weise eine Anzahl von Gruppen gebildet worden, die in vieler Beziehung so viel Eigentümliches und Gemeinsames zeigen, daß es sich in ihnen mit großer Wahrscheinlichkeit um „natürliche" Gruppen handelt. Von einigen, wie Mariopteris, Callipteris, Lonchopteris, Neuropteris u. a., ist dies mehr als sehr wahrscheinlich, und das hat auch wohl Brongniart, der auch als einer der Schöpfer des natürlichen Pflanzensystems gewiß ein „gewiegter Systematiker" war, wohl empfunden. Direkte Beweise für die „Natürlichkeit" solcher Gruppen sind aber noch nicht erbracht; demjenigen, der sich längere Zeit damit befaßt, kommt dieser Gedanke fast von selbst.

Abb. 29.
Palmatopteris furcata, mittlerer Prod. Karbon.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Im folgenden geben wir eine Übersicht über die auf dem genannten Wege gewonnenen Gruppen und einige der häufigsten Formen. Die zierlichsten, graziösesten Formen der karbonischen Farnwelt enthält die Gruppe der Sphenopteriden (σφήν [sphen] = Keil). Sie trägt ihren Namen davon, daß die kleinsten Fiederchen (Einzelblättchen) am Grunde allmählich verschmälert sind, wodurch die „Keilform" herauskommt; im Umriß sind sie, wie auch im Äußeren, überhaupt sehr verschieden, bald schmallänglich, bald rundlich, immer aber stärker zerteilt. Eine ganze Anzahl von

„Gattungen“ und viele zum Teil sehr schwierige Arten sind hier unterschieden worden; Palmatopteris furcata (Abb. 29), im mittleren Produktiven Karbon* neben der Überzahl der Sphenopteris-, Mariopteris-, Alloiopteris-Arten auftretend, ist eine der zartlaubigsten, nach der palmettenartigen Stellung der Blattzipfelchen genannt. Sphenopteris (Abb. 32) enthält meist robustere, rundblättrige Formen wie Sphenopteris Karwinensis (Abb. 31), wie zum Teil auch mit eiförmigem Umkreis versehene

Abb. 30.
Alloiopteris grypophylla. Prod. Karbon.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Abb. 31.
Sphenopteris Karwinensis. Mittleres Prod. Karbon Oberschlesiens.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Arten. Sehr charakteristisch sind die Alloiopteris-Arten (Abb. 30) durch die langgestreckten Seitenfiedern ausgezeichnet sowie durch kleine, am Anfang der Seiten„zweige“** nach oben stehende, von den übrigen ganz abweichende einzelne Blättchen, die, abgesehen von ihrer Kleinheit, an die nachher zu erwähnenden Aphlebien erinnern. Solche abweichenden „aphleboiden“ Fiederchen kommen, allerdings abwärts stehend, oft bei gewissen Sphenopteris-Arten vor, wie Abb. 31 zeigt. Von Leitfossilien, d. h. den einen bestimmten Horizont innerhalb der Erdschichten, hier des Produktiven Karbons kennzeichnenden Arten, enthält die Familie eine ganze Reihe, die wir nicht weiter nennen können, da der Raum für diese Formenfülle nicht entfernt ausreichen würde. Wir nennen nur noch die für das u. P. K. sehr charakteristische Sphenopteris adiantoïdes (Sphen. elegans), mit schmal keilförmigen Blättchen (daher auch Cuneatopteris von cuneatus keilförmig, πτέρις [pteris] Farn); wie bei vielen

*. Wir kürzen in Zukunft ab: o. P. K. oberes Produkt. Karbon, m. P. K. mittl. Produkt Karbon, u. P. K. unteres Produkt. Karbon, Rotl. = Rotliegendes.

** Zweige ist hier eigentlich, wie überhaupt bei Farnwedeln, ein falscher Ausdruck, da der ganze Wedel ein einziges „Blatt“ darstellt und so aufzufassen ist.

Sphenopteriden, auch bei den auf Taf. I als Farnliane rekonstruierten Sphenopteriden, ist bei dieser Art der Wedel einmal gabelförmig verzweigt.

Höchst eigentümlich durch die Art der Verzweigung ist eine der häufigsten Farngattungen des Karbons, deren eine Art auf der Tafel I als Schlingfarn rekonstruiert ist; wir hatten sie schon vorne erwähnt: Mariopteris muricata. Die Verzweigungsart ist so charakteristisch, daß man sie darnach mariopteridische nennt; daß sie in zweimaliger Gabelung besteht, hatten wir ebenfalls schon oben erwähnt; eine ähnliche kommt heute bei Farngewächsen aus der Gleicheniengruppe noch vor. Die Art stellt in den meisten Kohlenbecken die allerhäufigste Farnpflanze der Karbonflora dar; doch kennt man von ihr wie von vielen andern noch keine Spur von „fertilen Organen", d. h. Sporangienhäufchen, die unter den Sphenopteriden sonst häufig bekannt sind.

Abb. 32.
Sphenopteris Larischi. Unteres Prod. Karbon Oberschlesiens.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Die Art läßt äußerlich nicht die Zugehörigkeit zu den Sphenopteriden verraten, sondern eher zu den gleich zu besprechenden Pekopteriden; andere Arten von Mariopteris sind jedoch durchaus sphenopteridisch, und schließlich haben wir gerade unter den Sphenopteriden eine ganze Anzahl von Pflanzen, die ähnliche Verzweigung wie Mariopteris haben, die Stur wegen der Gabelzerteilung zu der Gattung Diplotmema zusammenfaßte (διπλόος [diploos] — doppelt, τμῆμα von τέμνω [temno] — ich schneide).

In der zweiten großen Gruppe der fossilen Farne, den Pekopteriden, sind dagegen gegabelte Wedel ziemlich selten, hier herrschen fiederig verzweigte durchaus vor. Die Angehörigen dieser Gruppe* haben Fiederchen, die im allgemeinen ziemlich parallelrandig mit der ganzen Basalbreite an der „Spindel" festsitzen, wie Abb. 33 zeigt. Nach der Aderung werden hier wieder eine größere Anzahl Untergruppen unterschieden: zunächst die eigentlichen Pecopteris-Arten mit deutlicher Mittelader und einfachen oder gegabelten Seitenadern, im ganzen von dem Aussehen von Abb. 33;

* Wir bemerken, daß diese Klassifizierung nicht nur für die paläozoischen, sondern auch für die mesozoischen, selbst känozoischen Farngewächse Gültigkeit hat, von denen man auch oft nur sterile Wedel, d. h. solche ohne oder ohne genügend kenntliche Sporangien findet.

oft findet man an ihren Achsen noch eine Punktierung, und diese rührt von abgefallenen Haargebilden her, die auch zuweilen noch daran sitzen; bei lebenden Farnen kennt man ebenfalls solche unter dem Namen Spreuschuppen. Auch andere fossile Farne, wie z. B. die viel genannte Sphenopteris Hoeninghausi, und manche Mariopteriden haben vergleichsweise ähnlich genarbte Wedelstiele. Die Überzahl der echten Pecopteris-Arten stellt sich erst im oberen Teil des m. P. K. bis zum Rotliegenden ein in einer größeren Anzahl zum Teil sehr schwieriger Arten; viele von ihnen sind mit Sporenhäufchen bekannt, die sie in die Verwandtschaft der heutigen Marattiazeen weisen. Zu den bereits im m. P. K. häufigen Arten gehört die auch in anderer Hinsicht interessante Pecopteris plumosa (Abb. 33), bei der an den Ansatzstellen der Seitenzweige öfters noch eigenartige große, zerteilte Fiedern sehr auffallen, die sogenannten Aphlebien. Man findet solche meist allein und in der verschiedensten Gestalt und Größe. Es hat sich erst neuerdings gezeigt — nachdem man anfangs allerhand abenteuerliche Vorstellungen über diese entwickelt hatte, z. B. daß sie besondere kletternde Farne wären —, daß diese Aphlebien bei unserer Art bereits ausgewachsen sind, wenn die Wedel noch ganz jung, also noch eingerollt sind; später fallen sie dann meist ab. Sie werden also als Schutzorgane für die jungen, empfindlichen Farnblätter gedient und vielleicht auch bei der Wasseraufnahme eine Rolle gespielt haben. Wozu die vielen einzeln gefundenen, oft großen Aphlebien gehören, weiß man meist nicht. Wir verstehen nunmehr auch den Ausdruck „aphleboide Fiedern“ (S. 45), den wir oben gebrauchten; sie werden wegen ihrer mehr oder weniger von der gewöhnlichen abweichenden Gestalt so genannt. Auf der Steinkohlenlandschaft soll der Farnbaum die P. plumosa darstellen; es scheint sich in den Pecopteris-Arten meist um Farnbäume gehandelt zu haben.

Abb. 33.
Pecopteris plumosa,
rechts mit Aphlebien.
Mittlerer Prod. Karbon. G. L. A.

Eine andere, sehr häufige Pekopteridengruppe, die Alethopteriden, zeichnet sich durch den Besitz meist herablaufender und unten verwachsener Blättchen aus, die zudem — außer von der Mittelader aus, wenn diese vorhanden — noch von der Spindel, an der die Blättchen sitzen, Nebenadern erhalten. Hierhin gehören zunächst Alethopteris selbst, mit zum Teil sehr gemeinen Arten (Abb. 34), ferner die Odontopteris-Arten (Abb. 35), die durch das Fehlen der Mittelader an Archäopteriden erinnern und meist

erst im o. P. K. und Rotl. zu Hause sind, ferner die sehr interessanten, im mittleren Teil des m. P. K. an vielen Stellen charakteristischen Lonchopteriden, die ersten Farne und Gewächse überhaupt, bei denen die Maschenaderung auftritt (S. 31).

In diese Gruppe gehört auch das mehr Pecopteris ähnelnde Callipteridium, das sich von Pecopteris und den Alethopteriden sehr leicht durch die sogenannten „Zwischenfiedern" unterscheidet. Während bei den eben besprochenen Farnen nur die Seitenzweige mit besonderen Blättchen (Fiederchen) besetzt sind, trägt hier auch der Wedel„stiel", die Spindel, den gewöhnlichen ähnliche oder gleiche Blättchen. Noch charakteristischer ist dies bei der sehr wichtigen Callipteris, wovon der Name Callipteridium hergenommen ist. Sie tritt mit über 20 zum Teil häufigen Arten ausschließlich im Rotl. auf (nur eine noch im Zechstein) und ist daher ein sehr wichtiges Leitfossil. Die häufigste ist die in Abb. 37 dargestellte C. conferta, an der man die Zwischenfiedern sehr deutlich sieht. Andere Arten, miteinander

Abb. 34.
Alethopteris. Mittleres Prod. Karbon, Oberschlesien. G. L. A.

Abb. 35.
Odontopteris Reichiana. Oberes Prod. Karbon, Zwickau. G. L. A.

Lepidodendren

Cordaiten

Sigillarie

Farnbäume

Kalamiten

Farnstauden

Cordaiten

Sphenophyllen

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Waldmoor der Steinkohlenzeit.

(Nach dem von Professor Potonié in Berlin für das Deutsche Museum in München entworfenen Gemälde.)

durch alle möglichen Übergänge verknüpft, sind zum großen Teil sphenopteridisch, wie Abb. 36 zeigt; aus diesem Grunde paßt Callipteris schlecht in die Pekopteridengruppe und wird besser besonders gestellt. Zwischenfiedern, die übrigens auch bei einigen Archäopteriden auftreten, sind heute nur noch bei einem einzigen Farn (Aspidium decursivepinnatum) vorhanden, und diese Erscheinung, daß früher, besonders im Paläozoikum, häufige Eigenschaften von Gewächsen heute nur in ganz kümmerlichen Rudimenten auftreten, finden wir sehr häufig; so z. B. gehören Gabelungen von Farnwedeln (Rückschläge?), Aphlebien, Lianenfarne, unsere Zwischenfiedern u. a. m. heute zu den allergrößten Seltenheiten.

Abb. 36.
Callipteris curretiensis.
Rotl. von Brive (Frankreich).
(Nach Zeiller.) G. L. A.

Abb. 37.
Callipteris conferta. Rotl. des Saarreviers. G. L. A.

Die Zwischenfiedern finden wir z. B. wieder bei einem Teil der nächsten großen Farngruppe, den Neuropteriden. Wir müssen allerdings, wenn wir sagen „Farn"gruppe, gleich gestehen — was auch für die eben besprochenen Alethopteriden gilt —, daß wir für die Farnnatur keinen sicheren Nachweis haben; wir behandeln sie aber, wie bisher üblich, an dieser Stelle mit und erwähnen auch hier, daß eine Anzahl von Forschern

darin Gymnospermen, also Samen tragende Gewächse sieht (vgl. S. 57), was jedoch zunächst zum Teil zweifelhaft ist. Die Neuropteriden finden sich meist in einzelnen abgefallenen Blättchen, die sich aber durch ihre charakteristische Zungenform und ihren herzförmigen Grund schon äußerlich leicht verraten. Besonders hinfällig sind die Blättchen der Arten aus der Abteilung Neuropteris, die sich durch paarige Fiedern auszeichnen, d. h. der Gipfel des Wedels und seiner Teilwedel schließt mit zwei Fiederchen, wie bei manchen Leguminosen (Caragana, Ceratonia siliqua u. a.), die also in Summa eine gerade Zahl ergeben. Hierzu gehören sehr häufige Arten, wie N. gigantea, an den dickeren Spindeln wie alle Arten der gleichen Gruppe Zwischenfiedern tragend (Abb. 38), die mit den andern Fiedern eine ausgezeichnete Blattmosaik zeigen, d. h. es wird der vom Wedel eingenommene Raum derart ausgenützt, daß nirgends eine nennenswerte Deckung von Blattflächen stattfindet; wie dies durch Reduktion gewisser Blättchen zu kleinen, kreisförmigen erreicht wird, zeigt am besten die Abbildung.

Abb. 38.
Neuropteris gigantea. Mittleres Prod. Karbon. Etwas verkleinert.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Von den andern (unpaar gefiederten) Neuropteris-Arten findet man meist Fetzen vom Ende des Wedels oder von dessen „Zweigen“ (Abb. 39). Diese Neuropteris-Arten trugen an den untersten Wedelpartien zum Teil große, rundliche Blätter (daher Cyclopteris, Kreisfarn), die eine ähnliche Funktion wie die Aphlebien gehabt haben werden und noch seltener als diese am Stengel noch ansitzend gefunden werden; wegen ihrer Größe schon sind sie sehr auffallende Objekte. Unter den Neuropteriden finden sich wie bei den Pekopteriden auch Formen mit Maschenaderung (Linopteris,

Abb. 40), die ungefähr gleichzeitig mit Lonchopteris, den maschenaderigen Pekopteriden, auftreten. Die Neuropteriden im ganzen gehören zu den allergewöhnlichsten Erscheinungen der Karbonflora, die schon einige Vorläufer im Kulm haben. Zu ihnen werden wegen ihrer ausgesprochenen Zungenform auch einige mit sehr langgestreckten, einfachen Blättern versehene Formen gerechnet, die in der Wachstumsform zum Teil wohl ein ähnliches Aussehen gehabt haben werden wie der Hirschzungenfarn (Scolopendrium) und ähnliche, deren Wedel in einem einfachen, lang-streifenförmigen Blatt bestehen. Auch hier gibt es fiedrig und maschig geaderte Formen, die ersteren meist zu

Abb. 39.
Neuropteris heterophylla.
Mittleres Prod. Karbon.
(Nach Potonié.) G. L. A.

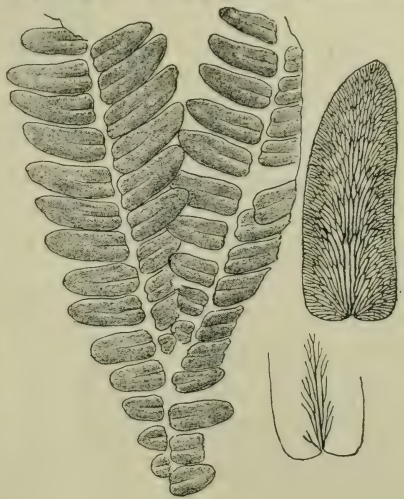


Abb. 40.
Linopteris, aus dem Karbon des Saargebiets.
(Nach Potonié.) G. L. A.

Abb. 41.
Glossopteris.
(Nach Potonié.)
G. L. A.

Taeniopteris (von taenia der Bandwurm) gehörig und vom oberen P. K. an bis ins späte Mesozoikum ziemlich häufig; die zweite Gruppe sind die Glossopteris-Farne (Ab. 41), die für die permo-karbonische bis triadische Flora der Glossopteris-Gebiete Charaktergewächse sind; über die Beziehungen der Glossopteris-Flora zu unserer (nordhemisphärischen) Karbonflora werden wir uns später noch kurz auslassen müssen (S. 63).

Wir haben wenigstens an einigen Beispielen einen oberflächlichen Eindruck von der reichen Farnflora des Karbons gewonnen; eine genauere Übersicht zu bieten, würde — da z. B. die Sphenopteriden über 100 Arten umfassen — nur in einem Spezialwerk möglich und angebracht sein. Einige allgemeine Fragen werden wir in dem Rückblick am Schlusse dieses Kapitels bringen. Wir wenden uns nunmehr anderen Angehörigen dieser Flora zu.

Schon früher hatten wir kurz (S. 44) der zierlichen und ihren Namen mit Recht führenden Keilblattgewächse gedacht (Sphenophyllum), die zu den charakteristischsten Gewächsen der paläozoischen Flora überhaupt gehören; es waren kleine, krautartige Gewächse mit gegliedertem Stengel, an den Stengelgliedern mit Blattquirlen, die

meist nach der Dreizahl gebaut und deren Blätter — wie die durchgehenden Riefen der Stengelbündel erraten lassen — superponiert sind; über diese Eigenschaft hatten wir uns bei der Besprechung der Protokalamariazeen näher unterrichtet. Die Dreizahl hängt mit der Struktur des (zentralen) Leitbündels des Stengels zusammen, dessen Dreiteiligkeit unsere Abb. 60, die einen echt versteinerten Sphenophyllum-Stengel darstellt, gut erkennen läßt. Die Blätter sind oft unzerteilt (Abb. 42), vorn am Rand oft feingezähnt; an tieferen Regionen des Stengels treten aber fein zerschlitzte Blätter auf, ein ähnliches Verhältnis, wie bei manchen Wasserpflanzen heutzutage, die an der Oberfläche ganze oder wenig zerteilte, im Wasser aber sehr fein zerschlitzte „Wasserblätter" besitzen. Dies und mehreres andere weist darauf hin, daß wir es in den Sphenophyllen auch mit Wasserpflanzen zu tun haben; auf der Karbonlandschaft erblicken wir sie (Tafel Steinkohlenzeit) vorn etwas links als Schwimmpflanzen auf dem Wasser; nach Art unserer Laichkräuter werden die die Sporangien tragenden, an den Stengelenden sitzenden Achsen aus dem Wasser herausgeragt haben. Alles in allem erinnern diese Gewächse am ehesten an unsere heutigen kleinen Wasserfarne (Hydropteridеen), wie der Name sagt, ebenfalls im Wasser lebende Gewächse. Eine auffallende Erscheinung ist mit Rücksicht auf diese, wenn auch sehr entfernten Verwandtschaftsverhältnisse — ganz abgesehen von der abweichenden Wachstumsform der Sphenophyllen —, daß diese nur einerlei Sporen produziert zu haben scheinen, während gerade die Hydropteridеen durch den Besitz von zweierlei Sporen, Makro- und Mikrosporen ausgezeichnet sind. Die „Verschiedensporigkeit" (Heterosporie) war früher, wie wir gleich sehen werden, bei den Pteridophyten sehr verbreitet, so daß eine Reihe von Gewächsen des Karbons mit solchen erscheinen, deren heutige Verwandte keine Spur davon aufweisen.*

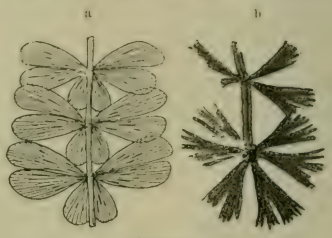


Abb. 42.
Sphenophyllum. a = Sph. speciosum aus der Glossopteris-Flora Ostindiens mit Blattmosaik. b = Sph. cuneifollum aus dem europäischen Karbon.

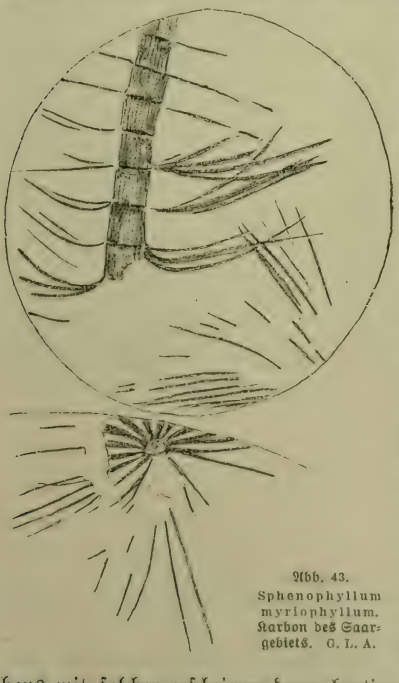


Abb. 43.
Sphenophyllum myriophyllum. Karbon des Saargebiets. G. L. A.

* Anm. Ganz vor kurzem ist indes endlich ein heterospores Sphenophyllum gefunden worden, im Karbon Böhmens.

Die Arten der Gattung sind zum Teil schwierig zu unterscheiden und bilden eine größere Anzahl von Leitfossilien in den verschiedensten Perioden der karbonischen Flora. Einige Arten haben keine großspreitigen Schwimmblätter, sondern nur sehr feine Wasserblätter; zu diesen gehört das in Abb. 43 dargestellte Sphenophyllum myriophyllum. Die großblätterigsten Arten finden sich im o. P. K. und Rotl., während im Kulm und u. P. K. die Entwicklung mit einer sehr unscheinbaren, zarten Art beginnt: Sphenophyllum tenerrimum. In den oberen Schichten tritt auch bei einigen Arten (Abb. 42a) eine sehr typische Blattmosaik auf, indem das untere Blättchenpaar so verkürzt erscheint, daß es in den Winkel, den die nächst unteren Blätter mit dem Stengel bilden, hineinpaßt. Stellt man sich eine solche Pflanze als Wasserschwimmpflanze (auf der Oberfläche schwimmend) vor, so wirkt das Ganze wie eine einzige langgestreckte Blattspreite. Bei andern Arten mit gleichgroßen Blättern (wie Abb. 42b) könnte eine so dichte Stellung der Blattwirtel nur bei gleichzeitiger teilweiser Deckung der Blättchen untereinander erzielt werden, wodurch ein Teil der Blattflächen für die Ernährung der Pflanze wirkungslos und verloren wäre. Es wird sich um eine später erworbene Anpassung handeln.

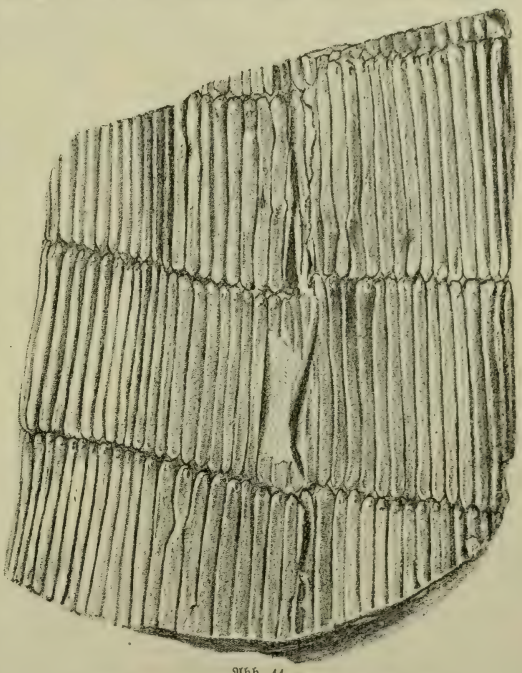


Abb. 44.
Calamites Suckowi, der gewöhnlichste Kalamit. G. L. A.

Die ebenerwähnte Heterosporie finden wir gleich bei den nun kurz zu besprechenden Kalamariengewächsen (Calamites) wieder, mit denen wir schon früher (S. 35) uns eingehend beschäftigt haben. Die heutigen Schachtelhalmgewächse zeigen nichts von dieser Erscheinung, da der charakteristische walzenförmige Sporangienträger nur einerlei kleine Sporen enthält. Auch in anderer Beziehung weicht der Bau der Blüte der Kalamiten und Equiseten voneinander ab; die Equiseten„blüten" enthalten nur Sporophylle, d. h. Sporangien tragende Blattorgane (die allerdings äußerlich sehr verändert sind, ihrer Aufgabe entsprechend); bei den wegen der Größe dieser Gewächse natürlich auch weit größeren Kalamitenblüten (Calamostachys, Palaeostachya usw.) wechselt meist ein Quirl grüner Blätter mit kurzen, Sporangien tragenden ab; die letzteren werden von den „grünen", die wie Schuppen eines Tannenzapfens übereinander-

greifen, oft völlig verdeckt und sind an den kohlig erhaltenen Resten daher oft unsichtbar.

Die eigentlichen Kalamiten, d. h. die Stammreste, oder genauer, wie wir schon früher sahen, die Markſteinkerne der Stämme bieten ein wenig formenreiches Bild, was vielleicht darin seinen Grund hat, daß ja verschiedene Arten ganz wohl gleiche Markſteinkerne ergeben haben können. Die Verzweigung war bei den Kalamiten bald reichlich, so daß man an fast jedem Knoten die „Astnarben", die Abgangsstellen der Äste, sieht (Eucalamites), bald so dürftig, daß man nur selten Spuren der Verzweigung auch an längeren Stammseiten erblickt (Stylocalamites, Abb. 44). Die Kalamiten waren Sumpfgewächse, Röhrichtbildner (vgl. das Kalamitenröhricht auf Taf. Steinkohlenzeit); ihre Sumpfpflanzennatur läßt sich besonders aus einer Reihe von anatomischen Eigentümlichkeiten (größere Löcher oder Lakunen im Gewebe usw.) entnehmen. Die Blätter dieser Pflanzen, die wir gleichfalls schon S. 35 erwähnt hatten, sind zum Teil sehr hübsche Objekte wie die flach ausgebreiteten Sterne der Annularien (Abb. 45 b), oder die mehr aufgerichteten Asterophylliten (Abb. 45 a); immer sind die Blätter einfach, niemals gabelig wie bei dem Vorfahren Asterocalamites; je eine Ader durchzieht die Einzelblättchen. Die Zerspaltung der Blätter der Kalamiten, die sich auch noch bei einem Teil der mesozoischen Equisetiten (Neocalamites) findet, ist eine der schon äußerlich auffallendsten Eigenschaften der Kalamiten gegenüber den heutigen und den meisten mesozoischen Equisetazeen.

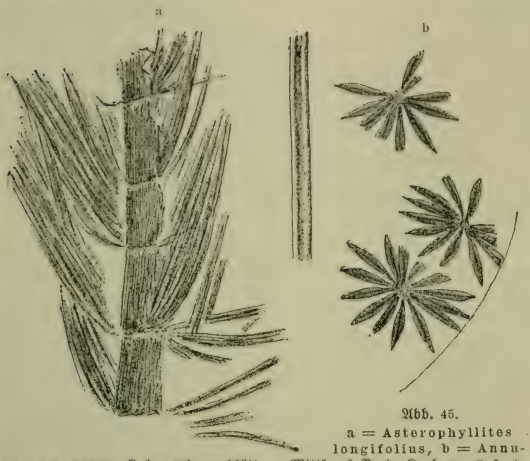


Abb. 45.
a = Asterophyllites longifolius, b = Annularia radiata, Kalamariazeenblätter. Mittleres Prod. Karbon. G. L. A.

Die Reste der Steinkohlenkalamariazeen ergeben eine Anzahl von Leitfossilien, weniger die eigentlichen Stammsteinkerne als vielmehr die Blätter, namentlich die Annularien; so ist z. B. die A. radiata im mittl. P. K. sehr charakteristisch, wogegen A. stellata in viel höheren Horizonten (o. P. K. u. Rotl.) auftritt; auch einige Asterophylliten sind für gewisse Horizonte bezeichnend.

Die Kalamarien haben zweifellos bei ihrer großen Häufigkeit zur Bildung der Kohle in den Steinkohlenflözen ein gut Teil beigetragen; ihre Häufigkeit und vor allem Massenhaftigkeit wird jedoch noch übertroffen durch die großen, baumförmigen Lepidophyten, von denen wir ebenfalls schon früher (S. 38) sprechen mußten. Es kommen für die oberkarbonische Flora besonders die Gruppen der Lepidodendren und Sigillarien in Betracht, während die uns schon aus vorkarbonischen Perioden wohlbekannte Bothrodendrenfamilie eine ziemlich untergeordnete Stellung einnimmt. Unsere Abb. 46

zeigt den Rindenabdruck eines Lepidodendron; die kulmischen Lepidodendren sind von denen des eigentlichen Prod. Karbons nicht wesentlich verschieden. Die fischförmigen Blattpolster der Lepidodendren lassen im oberen Teil die ungefähr dreieckige Blattnarbe erkennen, mit 3 kleinen Narben, von denen die mittlere von dem Leitbündel herrührt, das das früher daran sitzende Blatt durchzog; die anderen beiden, mit den 2 darunter sitzenden größeren, werden meist als Atmungsöffnungen oder -organe, etwa wie die heutigen Rindenlentizellen, angesehen. Die Blätter dieser Bäume waren lang-streifenförmig und, wie schon die Blattnarbe ahnen läßt, mit einer einzigen Mittelader versehen; sie liegen oft massenhaft beisammen in den Gesteinsschichten. Daß die Stammreste durchaus nicht immer so erhalten sind, wie wir in Abb. 46 sehen, hatten wir schon früher bei Besprechung der Erhaltungszustände erwähnt. Die „Zapfen", die Sporen tragenden Organe dieser Bäume, erzeugten zum Teil zweierlei Sporen, also ein ähnliches Verhältnis wie bei den Kalamarien. — Anhangsweise erwähnen wir schließlich noch die mit Lepidodendron nahe verwandten Lepidophloyos-Stämme (Abb. 47), sehr sonderbar dadurch, daß ihre quergestreckten Blattpolster abwärts gerichtet waren.

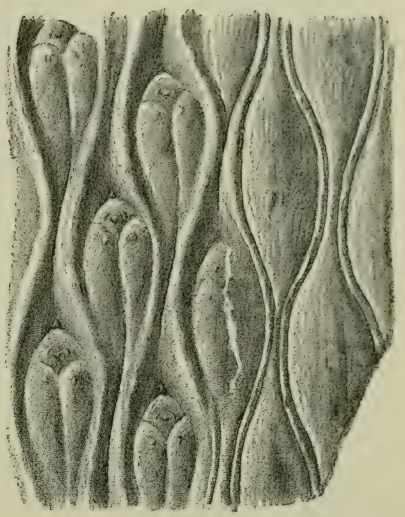


Abb. 46.
Lepidodendron aculeatum, Karbon, Oberschlesien.
G. L. A.

In vielleicht noch größerer Menge, was die Individuenanzahl anlangt (die Zahl der Arten ist bedeutend größer), ist in der karbonischen Flora die zweite Gruppe der baumförmigen Lepidophyten vertreten, der Sigillarien oder Siegelbäume. Die Verzweigung dieser Bäume war ebenfalls gabelig, aber weit weniger reichlich als die der Lepidodendren. Sie haben auch ganz andere Rindenskulptur: keine Blattpolster, sondern nur Blattnarben, die entweder in bienenwabenartigem, dichtem Arrangement (Abb. 48, Favularien) oder auf Längsrippen stehen (die häufigsten Formen, die Rhytidolepen; Abb. 49) oder getrennt auf ziemlicher glatter Rindenfläche ebenfalls in der regelmäßigen Spiralstellung verteilt sind (Subsigillarien oder leioderme Sigillarien, Abb. 50). Die Sigillarien sind zum Teil sehr schwierig zu bestimmen; bequem sind aber die genannten drei

Abb. 47.
Lepidophloyos laricinus, mittl. Prod. Karbon. G. L. A.

Gruppen zu unterscheiden, die zeitlich nacheinander in der bezeichneten Reihenfolge auftreten: im u. P. K. (im Kulm fehlen Sigillarien noch ganz!) die favularischen, bald darauf in einzelnen Arten die rhytidolepen (längsgerippten) und erst im o. P. K. und Rotl. die Subsigillarien. Mit dem Rotl. sterben gleich den Lepidodendren, die in permischen Schichten schon so gut wie ganz fehlen, die Sigillarien wieder aus.

Abb. 48.
Sigillaria elegantula (favularische Gruppe), unten Blütennarben.
G. L. A.

Höchst eigentümlich sind die ebenfalls zum Teil heterosporen Zapfen der Sigillarien; die Anheftungsstellen dieser Blüten weisen darauf hin, daß diese ungefähr quirlig angeordnet an bereits blattlosen, tieferen Regionen des Stammes saßen, also als stammbürtige Blüten zu bezeichnen sind, wie wir sie heute bei Gewächsen des tropischen oder subtropischen Regenwaldes finden (Taf. Steinkohlenzeit, links oben). Die Blätter waren ähnlich denen der Lepidodendren; wie bei diesen, finden sich auch auf den Sigillariennarben drei Blattnärbchen mit analoger Bedeutung (Abb. 50). Viel häufiger als die eigentlichen und allein näher bestimmbaren Rindenabdrücke der Siegelbäume finden sich entrindete Steinkerne, meistens platt zusammengesunken, die eine typische Längsrippung und die Blattspureneindrücke noch erkennen lassen; es sind die in unglaublicher Menge im Prod. Karbon vorkommenden Syringodendren. Möglicherweise verloren manche Sigillarien später an der Stammbasis die Blattnarbenskulptur und waren hier Syringodendren, worauf manche Vorkommnisse hinweisen; im allgemeinen und die größte Zeit des Lebens dieser wie auch der Lepidodendren wuchsen indessen die Blattnarben usw. mit in die Dicke. Es ist dies ein heute unbekanntes Verhältnis, da bei heutigen Gewächsen mit typischem nachträglichem Dickenwachstum ausnahmslos Borkenbildung eintritt, d. h. die äußeren Rindenteile abgestoßen werden oder klaffende Risse bekommen, jedenfalls verhältnismäßig bald vom Weiterwachstum ausgeschlossen werden. — (Die Bothrodendren, die dritte Familie dieser Gruppen, hatten wir schon früher betrachtet S. 39.) Neben diesen großen baumförmigen Gewächsen fehlten indes der karbonischen Flora nicht ganz kleine, krautige Vertreter, die den heutigen

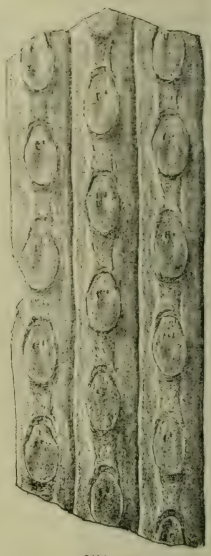
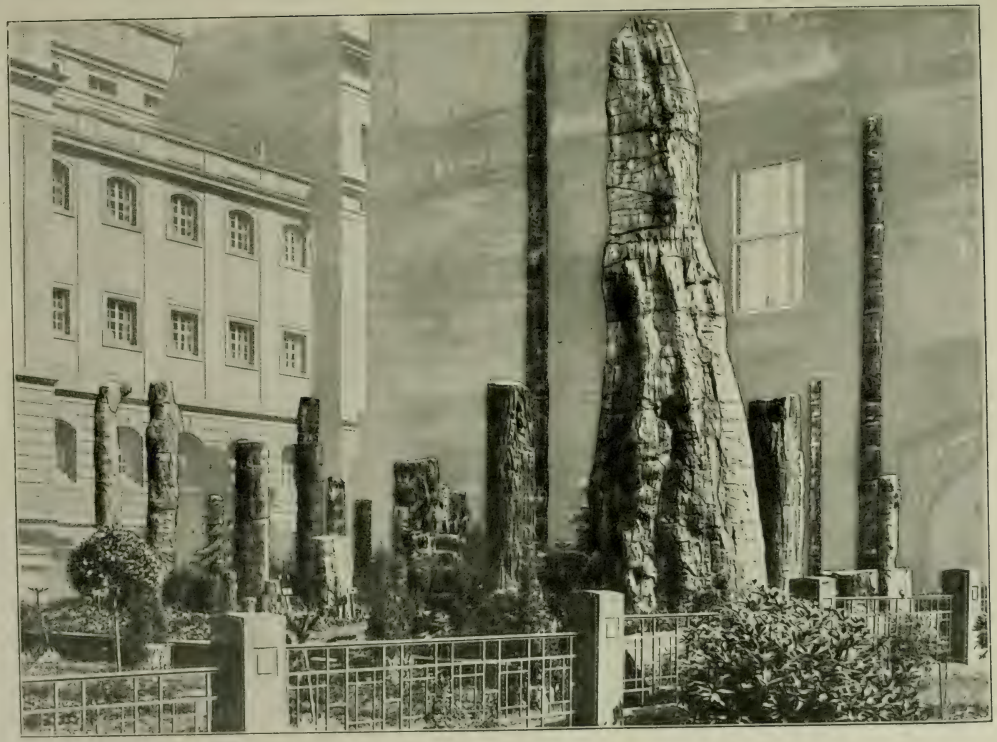


Abb. 49.
Sigillaria elongata (rhytidolepe Gruppe).
G. L. A.

Abb. 50.
Sigillaria Brardi (leioderme oder Subsigillarie) aus dem oberen Prod. Karbon.



Gruppe von verkieselten Stämmen (Arau cariteu, dadoxylon) aus dem Rotliegenden von Chemnitz

Der große Stamm rechts ist 7,5 m hoch, 5,25 m Umfang; der große Stamm in der Mitte 20 m lang

Mit frdl. Erlaubnis von Herrn Prof. Sterzel in Chemnitz

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Lykopodien und insbesondere den Selaginellazeen sehr nahe standen (Selaginellites, Lycopodites). Anscheinend ist auch hier wieder eine Parallelerscheinung zu den Kalamariengewächsen zu verzeichnen, indem kleine, krautige Schachtelhalme ausnahmsweise ebenfalls schon vorhanden waren.

In den bisher betrachteten Gewächsen handelte es sich ganz überwiegend um Gewächse, bei denen die Vermehrung — abgesehen von einer etwa vegetativen — durch Sporen geschah, um sogenannte „Gefäßkryptogamen", um farnhafte Gewächse im weitesten Sinne (Pteridophyten). Wir hatten indes schon S. 43 bei den speziell farnartigen Gewächsen darauf hingewiesen, daß es unter diesen eine ganze Reihe von Typen gibt, bei denen noch niemals Sporangien oder Sporangienhäufchen oder auf deren Vorhandensein deutende Spuren wahrgenommen sind. In neuerer Zeit haben nun englische Forscher bei einer Sphenopteris, die mit der S. 47 genannten Sph. Hoeninghausi verwandt ist, es wahrscheinlich gemacht, daß deren fertile (Fortpflanzungs-) Organe Samen gewesen seien oder doch sehr samenähnliche Gebilde (Lagenostoma). Ähnliches ist auch von einer Anzahl anderer „Farne" gefunden worden, bei denen es sich um kohlige Reste handelt, deren Samennatur — es kann sich oft um größere Sporangien handeln! — indes noch nachzuweisen ist; auch der Lagenostoma-Same weicht in mancher Beziehung von den heutigen Samen ab. Wir können uns hier nicht auf weitere Einzelheiten dieses viel erörterten Themas einlassen und beschränken uns im wesentlichen auf die Bemerkung, daß die Engländer und diesen folgend viele andere Forscher in diesen „Samen tragenden Farnen", die sie Pteridospermen nennen, eine Mittelgruppe zwischen den Farnen und den Nacktsamern, den Gymnospermen, erblicken; das ist indes eine zu weit gehende Behauptung. Wenn aber nun vollends für viele oder gar alle diese Pseudo-Farne es als Tatsache hingestellt wird, daß sie Gymnospermen gewesen sind, und in weiterer Folgerung die Vorherrschaft der pteridophytischen Gewächse in der karbonischen Flora einfach bestritten wird, so ist das ganz und gar zu weit gegriffen. So interessant und wünschenswert es wäre, wenn eine Mittelgruppe in dem obigen Sinne entdeckt würde, so wenig ist diese in den Pteridospermen gefunden. Daß die vegetativen Organe mancher „Farne", wie z. B. der Sphen. Hoeninghausi, zu der als Lyginopteris bezeichnete Stämme gehören, durch nachträgliches Dickenwachstum (ähnlich den Lepidophyten und Kalamarien) gymnospermenhafte Charaktere besitzen, war schon vorher bekannt

Abb. 51.
Cordaïtes, Zweigende mit Blättern und Blüten.
(Nach Lindemann.)

(Cycadofilices Potoniés); man kann sie deshalb aber auch nicht als Gymnospermen ansprechen, denn dann müßte man diese Folgerung erst recht auch auf die Lepidophyten und Kalamarien anwenden, die sicher keine Gymnospermen waren. Was diese „Farne", die fast gar keine sicheren Spuren von Sporangienresten erkennen lassen, eigentlich in Wahrheit sein mögen, muß erst die Zukunft lehren.

Wenn auch — wie schon die vielen echten Farne, die Lepidophyten, die Kalamarien lehren, die Pteridophyten die Beherrscher nicht nur der karbonischen, sondern der paläozoischen Flora überhaupt waren, so fehlte es doch keineswegs an Gymnospermen in dieser Flora, die vielleicht schon ins Devon zurückreichen. Und zwar handelt es sich besonders um die großen, baumförmigen Cordaiten*, eine außerordentlich gut bis in alle Einzelheiten bekannte Baumgattung und -familie, die, im Kulm zuerst auftretend, wie so viele Karbongewächse bereits im Rotliegenden wieder ausstirbt. Äußerlich sahen diese Bäume unsern heutigen Gymnospermen sehr wenig ähnlich, wie ein Blick auf die Karbonlandschaft lehrt, wo die großen Bäume rechts etwas im Hintergrunde Cordaiten sind. Die Reste dieser Bäume, und zwar die Blätter, gehören zu den häufigsten Karbonfossilien. Es sind längsgeaderte bis fußlange und daher meist nur in Bruchstücken in die Sammlungen gelangende Blätter (Abb. 51), die äußerlich an Monokotyledonen erinnern, für die diese Bäume auch zunächst gehalten wurden; indes unterscheiden sich die Blätter von monokotylen schon dadurch, daß keine die feinen Längsadern verbindende Queräderchen vorhanden sind. Wir haben also die primitive Paralleladerung (S. 31) vor uns, die früher und heute noch bei Farnen und auch bei einer bereits früher erwähnten Gymnosperme, dem sonderbaren Ginkgobaum, auftritt, der mit seinem laubblattartigen Laub ebenfalls keinen gymnospermen Eindruck macht. Im Hinblick auf diesen ebenfalls sehr alten Typus verliert das Cordaitenblatt etwas von seiner Abnormität als Gymnospermenblatt. Das Holz der Bäume ist ebenfalls, und zwar echt versteinert, bekannt, und häufig sind auch die sehr charakteristischen Marksteinkerne (Artisia, Abb. 52a), deren Querriefung von einer ähnlichen Fächerung des Markes bei diesen Bäumen herrührt wie z. B. bei unserm Walnußbaum u. a. Die Samen dieser Bäume sind ebenfalls bekannt (Trigonocarpus, Abb. 52b) und ihre äußerlich unscheinbaren Blüten (Cordaïanthus, Abb. 52c). Unsere genaue Kenntnis dieser Bäume ist wesentlich dem ausgezeichnet erhaltenen (echt versteinerten) Material von Autun in Frankreich zu verdanken, das eine Fülle von hier leider nicht näher auszuführenden Einzelheiten geliefert hat.

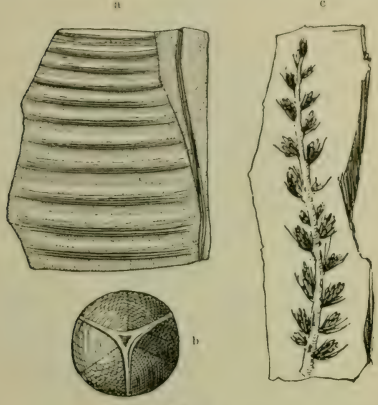


Abb. 52.
a = Cordaites-Markfteinkern (Artisia). b = Same (Trigonocarpus). c = Blütenftand (Cordaïanthus).

* Der Name stammt von dem bekannten Botaniker Corda, der sich auch paläobotanisch betätigt hat.

Bilden im Karbon diese großen Cordaitenbäume die wichtigsten Gymnospermen, neben denen etwaige andere — abgesehen von den „Pteridospermen" — eine ganz untergeordnete Rolle spielen, so wird deren Zahl im Rotliegenden bedeutend größer. Hier treten dazu zunächst die sehr häufigen Walchien auf (Abb. 53), zum Teil außerordentlich rezenten Araukarien ähnelnd und durch ähnliche Marksteinkerne, durch ähnlichen Holzbau u. a. diesen mindestens sehr nahe verwandt; ferner zwar im allgemeinen als Raritäten, aber gerade darum um so interessanter, als sie gewissermaßen eine dunkle Vorahnung der kommenden Verhältnisse geben, treten hier im Rotliegenden — gleich den Walchien auch sehr selten schon in den allerobersten Schichten des Prod. Karbons — die ersten Zykadeen, die „Palmfarne", auf, meist der Gattung Pterophyllum angehörig, auf die wir bei der mesozoischen Flora zurückkommen werden. Und in denselben Schichten treten ebenfalls noch selten die ersten Vorläufer der gingkoartigen Bäume auf, die wir eben schon erwähnt haben, der Gattung Baiera angehörend; von unserer heutigen Ginkgo weichen diese Blätter durch viel feinere Zerteilung ab und sind daher lange verkannt worden. Im Mesozoikum, der eigentlichen Ginkgozeit, treten dann auch weniger zerteilte Blätter auf. Wir verweisen auch wegen dieser auf den nächsten Abschnitt. Dies sind keineswegs alle „Fühler", wenn man so sagen darf, die die mesozoische Flora in die höchsten Schichten des Paläozoikums hineinstreckt; wir begnügen uns aber hier mit diesen prinzipiellen Andeutungen und werden gelegentlich bei der späteren Erwähnung dieser Objekte auf ihre Vorläufer hinweisen.

Abb. 53.
Walchia piniformis (rechts), Laubzweig. Links: Tylodendron, Markkörperausguß eines sehr wahrscheinlich dazu gehörenden Stammes.

Es bleibt uns noch übrig, nunmehr einige allgemeine biologische und klimatische Verhältnisse der Karbonflora kennen zu lernen. Zweifellos hatte, wie schon die angehäuften Mengen von Kohlensubstanz beweisen, die karbonische Vegetation Wachstumsbedingungen der allergünstigsten Art, so daß eine riesige Stoffproduktion gewährleistet war. Ziehen wir die heutigen Verhältnisse in Betracht und fragen uns, unter welchen Bedingungen die Pflanzenwelt heute die größten Stoffmengen produziert, so finden wir, daß dies in dem feucht-warmen, meist nur verhältnismäßig geringen jährlichen Schwankungen unterliegenden Klima der subtropischen und tropischen Regenwälder der Fall ist, die meist an den Abhängen oder am Fuße ziemlich hoher Gebirge, die als Niederschlagsfänger wirken, und unter dem Einfluß des an sich feuchten und ausgleichenden maritimen Klimas liegen. Es läßt sich eine ganze Reihe von Daten dafür aufbringen — ganz allgemeiner und speziellerer Natur, die für ähnliche Wachstumsverhält-

nisse der uns aufbewahrten Karbonflora sprechen. Die Steinkohlenflöze selbst in ihrer ganz überwiegenden Anzahl — das ist heute als sicher feststehende Tatsache zu betrachten — sind weiter nichts als ehemalige Torflager, Torfmoore, deren Torf im Laufe der Jahrmillionen (durch Vertorfungs- und Inkohlungsprozesse) sich zu der bekannten Steinkohle umgewandelt hat. Man kennt von Torf bis zur Steinkohle, ja bis zum Graphit alle möglichen Übergänge, so daß der Annahme einer prinzipiellen Ähnlichkeit der Mineralstoffe, um die es sich handelt, nichts im Wege steht. Die Steinkohle selbst ist nun allerdings an sich ein zu homogener und auch zu undurchsichtiger Körper, als daß man daran zunächst noch die Herkunft aus pflanzlichen Resten erkennen könnte. Indes kommen uns hier verschiedene Umstände zu Hilfe. Außer der glänzenden, schwarzen gewöhnlichen Steinkohle finden sich in dieser oft Holzkohlenreste, d. h. Stückchen angeschwelter Pflanzen-, meist Holzsubstanz*, und wie man an einem Stückchen unvollständig verbrannten Streichholzes die Zellenstruktur und -skulptur noch erkennen kann, so ist dies auch an der karbonischen Holzkohle ohne weiteres möglich: sie zeigt sich aus Holzzellen karbonischer Gewächse bestehend, wie Cordaiten, Lepidophyten und Kalamiten. Aber auch in der Steinkohle selbst kann man noch pflanzliche Struktur leicht nachweisen, wenn man diese mit Mazerationsmitteln vorbehandelt (S. 12). Schon vor etwa 150 Jahren hatte Beroldingen aus der einfachen Überlegung, daß heute die Haupthumuslager — Aufhäufungen von zersetzten Pflanzenresten — in den Torfmooren gebildet werden, unter Berücksichtigung, daß sich in der Umgebung der Flöze die zahlreichen Karbonpflanzenreste finden, die Ansicht ausgesprochen, daß die Steinkohlenlager ehemalige Moore und wie diese auch an Ort und Stelle entstanden sein müßten. So einfach diese Überlegung erscheint, so lange hat es gedauert, bis man ihre prinzipielle Richtigkeit allgemeiner anerkannte. Wir können uns hier auf diese Fragen nicht näher einlassen, heben aber noch hervor, daß ein großer Teil von Geologen früher annahm, die Steinkohlenlager seien aus zusammengeschwemmten Pflanzenresten entstanden (Allochthonie), während ja die Moortheorie Entstehung an Ort und Stelle wie bei unseren Torfmooren (Autochthonie) annehmen muß. Für diese Fragen ist besonders das Gestein im Liegenden der Flöze von Bedeutung, also der ehemalige Vegetationsboden der ersten Bildner des karbonischen,

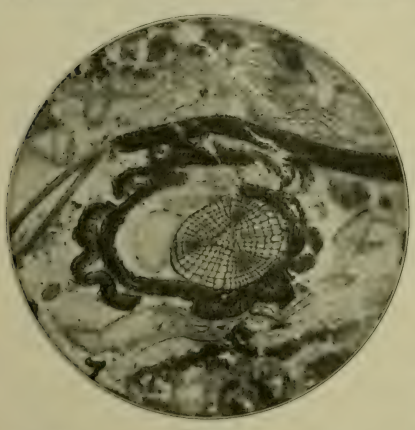


Abb. 54.
Dünnschliff durch eine Dolomitknolle des Ruhrbeckens mit vielen versteinerten Pflanzen; der große Querschnitt gehört einem Sphenophyllium-Stengel an.

* Ein Teil dieser Holzkohle (auch mineralische Holzkohle, Faserkohle u. a. genannt) wird durch Brand entstanden sein; in vielen Fällen ist ihre Entstehung aber dunkel und vielleicht auf andere chemische Vorgänge zurückzuführen. Jedenfalls zeigt dieses Produkt aber alle Eigenschaften der „Holzkohle"; sie kommt selbstverständlich in allen Formationen vor.

mesozoischen oder noch jüngeren Moors, der sich allermeist kreuz und quer von den Wurzeln dieser Pflanzen durchzogen zeigt, im Karbon meist von Stigmarien. Solche „Wurzelböden" treten nun in prinzipiell gleicher Beschaffenheit fast überall und in allen Formationen auf, wo größere Kohlenmengen vorhanden sind. Von großer Bedeutung ist in dieser Frage auch der Umstand, daß wir (vgl. S. 13) an vielen Orten Mitteleuropas Stücke echt versteinerten Flözes oder Torflagers kennen, z. B. die sogenannten Dolomitknollen (s. Abb. 54), die sich mitten in der Kohle finden und ein Stück echt versteinerten Torfs darstellen, ganz erfüllt von mehr oder weniger zersetzten Pflanzenresten und durchzogen von Wurzeln der auf dem Torf weiterwachsenden Pflanzen.* —

Kehren wir nach dieser kurzen Abschweifung zu unserem anfänglichen Gedankengang zurück.

Es läßt sich für eine große Anzahl unserer Steinkohlenbecken eine Lage mehr als wahrscheinlich machen, die einem Regenwald, wie wir ihn oben erwähnten, entspricht. Eine größere Anzahl, nämlich das russische Donezrevier, das oberschlesische, das Ruhrbecken, die Aachener, belgischen, nordfranzösischen und zum Teil die englischen Becken lagen dem Meer sehr nahe oder wahrscheinlich überhaupt am Meer; die Flöze wären dann ehemalige große Strandmoore gewesen; speziell bei uns ist oder war ja auch die Nord- und Ostseeküste an vielen Stellen mit Strandmooren besetzt. Die genannten paralischen Becken (παρά bei, an und ἅλς das Meer) zeigen in bald größerer, bald geringerer Anzahl zwischen den im übrigen als Festlandsbildungen anzusprechenden Steinkohlenschichten Horizonte mit marinen Tierresten, die oft über erstaunlich weite Strecken sehr regelmäßig wiederkehren. Eine Anzahl anderer Becken, sogenannte Binnenbecken (Saarbecken, sächsische, böhmische, niederschlesische Reviere), zeigen solche marinen Horizonte nie; sie lagen etwas weiter im Innern des Landes. Wie nun heute unsere Regenwälder im Hinterlande ein höheres Gebirge haben, das als Niederschlagsfänger wirkt, so auch z. T. damals. In die Zeit der Oberkarbons fällt die Aufrichtung zweier gewaltiger, heute nur noch in kümmerlichen Resíduen fühlbarer, vielleicht alpenartiger Gebirgssysteme: eines östlichen, des variszischen, und eines westlichen, des armorikanischen Gebirgszuges, wie der geniale Ed. Sueß diese Gebirge nannte. Am Fuß dieser Gebirgszüge erscheinen unsere paralischen Becken; in größeren inneren, vermoorenden Becken lagen die Binnenreviere.

Läßt sich so schon rein geographisch eine Lage der Karbonmoore herleiten, wie sie heute die Regenwälder haben, so bietet die Karbonflora selbst nun eine ganze Reihe von Anhalten dafür, daß wir es mit solchen zu tun haben, und daß weiterhin das Klima dieser Gegenden ein außerordentlich gleichmäßiges, feuchtwarmes war. Wir finden eine ganze Reihe von pflanzenphysiognomisch charakteristischen Eigenschaften der feuchtwarmen Regenwälder an den karbonischen Waldmooren** wieder.

* Ähnliche Gebilde sind jetzt auch aus tertiärer Braunkohle bekannt.

** Wie die großen Bäume zeigen, handelt es sich natürlich um bewaldete Moore, Waldmoore. Laien und auch leider manche Forscher kommen bei dem Namen Moor nicht von unseren mehr oder weniger baumlosen Hochmooren (oder auch Wiesenmooren) los, die aber eine spezifische Erscheinung bei der Moorbildung in gemäßigten Klimaten sind, wo wir indessen auch Waldmoore haben, wie die Erlenmoore, in Nordamerika die Sumpfzypressenmoore usw. Von größerer Bedeutung scheinen die Waldmoore für die Tropen zu sein, wo aber erst wenig in dieser Hinsicht getan ist. Daß entgegen den früheren Anschauungen auch in den Tropen Moore, d. h. Gelände mit ausgedehnter Torfbildung, vorkommen, ist nach den Untersuchungen Potoniés nunmehr sicher; ihre Erforschung ist meist sehr schwierig, da sie sehr unzugänglich sind.

Die wichtigsten davon seien im folgenden kurz genannt. Zunächst finden wir bei keinem Gewächs mit nachträglichem Dickenzuwachs irgendwelche Andeutung von Zuwachszonen, „Jahresringen", wie wir sie heute und in früheren geologischen Epochen immer als Zeichen periodischen Klimawechsels und damit verbundener Vegetationsperioden haben. Es weist das nach allem, was wir wissen, darauf hin, daß das Klima des Karbonwaldmoors ein ständig so gleichmäßiges und gleichzeitig so warmes war, daß ein dauerndes gleichförmiges Wachstum der betreffenden Bäume (besonders Cordaiten, Lepidophyten, Kalamiten) gewährleistet war, tropische Hitze braucht man aber durchaus nicht anzunehmen; bei der enormen Stoffproduktion dürfte das Wachstum ferner ein ziemlich rasches gewesen sein.* Charakteristisch für Regenwaldverhältnisse ist ferner das Vorhandensein von Schlinggewächsen, im Karbonmoor durch Schlingfarne vertreten, ferner die Stammbürtigkeit der Blüten bei Sigillarien und anderen Lepidophyten, ebenfalls im subtropischen und tropischen Regenwald heute eine verbreitete Erscheinung, ferner das Auftreten von Farnbäumen, die Aphlebien, die zahlreichen, mit den heute tropischen und subtropischen Marattiazeen verwandten Farne und noch anderes mehr. Man sieht, die für unsere Annahme ins Feld zu führenden Tatsachen sind recht zahlreich und bezeichnend. In der auf das Karbon folgenden Periode, dem Rotliegenden, wurde und war der Hauptteil der großen im Karbon erst aufgerichteten Gebirgssysteme schon wieder abgetragen, das Meer trat weit — wohl nach Norden — zurück, und die Waldmoorbildung hörte mit den veränderten Klimaverhältnissen — besonders geringere Niederschläge — auf, und mit dem Ende des Rotliegenden klingt die reiche Entwicklung der Steinkohlenflora in meist recht kümmerlichen Pflanzenfunden aus. Nur wenige, mit einigen Rotliegendgewächsen verwandte Typen treten uns noch in der Zechsteinflora entgegen, worauf wir schon oben hingewiesen hatten, wie z. B. eine kleine Callipteris. Einige im übrigen für den Zechstein charakteristische Gewächse haben ganz dürftige Vorläufer im Rotliegenden, wie die Baieren, zu den ginkgoartigen Gewächsen gehörig, und die Ullmannien; die Zykadeen des Rotliegenden bilden die ersten Vorläufer dieser im Mesozoikum gleich den anderen Gymnospermen in dominierender Menge auftretenden Pflanzengruppe.

Als eine für die karbonische Flora besonders charakteristische Eigenschaft gilt noch die außerordentlich weite Verbreitung der sie zusammensetzenden Pflanzenarten und Gruppen, die so gleichmäßig gewesen sein soll, daß greifbare Differenzen zwischen der Flora der einzelnen Kohlenbecken nicht vorhanden seien, mit andern Worten, daß die Wissenschaft der Pflanzengeographie (s. das folgende Kapitel), die heute mit ihren Abzweigungen einen der interessantesten und wichtigsten Zweige der Botanik bildet, für die karbonische und paläozoische Flora überhaupt keinen Sinn habe. Man hat indes neuerdings gefunden, daß das ein übertriebener Standpunkt ist.

Bevor wir über diese Verhältnisse einiges mitteilen, müssen wir einer eigentümlichen Erscheinung gedenken, die in der Geschichte der Entwicklung der Pflanzenwelt

* Es sei hier bemerkt, daß die Annahme eines fast ständigen, dichten Wolkenschleiers über den karbonischen Mooren, wie manche, angeblich sogar die meisten Forscher sich vorstellen, eine grundlose und sicher ganz übertriebene Vorstellung ist. Die Niederschläge sind ja sicher sehr stark und zahlreich gewesen, wie es sich bei der Lage der meisten Becken von selbst ergibt; der „ständige dichte Wolkenschleier" ist aber sicher eine ganz extreme und unwahrscheinliche Hypothese.

zum erstenmal einen ausgesprochenen Gegensatz zwischen Nord- und Südhemisphäre fühlbar macht. Wenn wir im vorigen von „Karbonflora" sprachen, so war damit immer diejenige — wir können kurz sagen — des europäischen Typus gemeint, auf die sich auch unsere Beschreibung bezog: die Karbonflora schlechthin. Fassen wir einen Augenblick die älteren Formationen ins Auge, so lassen sich hier nennenswerte Unterschiede in der Flora verschiedener Gegenden der Erde nicht feststellen, höchstens vermuten; erschwerend fällt hier allerdings die Spärlichkeit der Reste ins Gewicht, die uns beispielsweise aus der karbonischen Formation — ganz zu schweigen von den silurischen — (aus älteren Schichten kennen wir ja überhaupt keine Pflanzenreste) erhalten sind. Im Unterkarbon, im Kulm lassen sich ebenfalls grundsätzliche Verschiedenheiten der Flora verschiedener Gebiete der Erde nicht feststellen, soweit die Pflanzenreste urteilen lassen, indem z. B. der Kulmflora Amerikas, Europas und Australiens mindestens ein Teil der Gewächse gemeinsam ist, wie Asterocalamites, Archäopteriden u. a. Mit dem Ende des Produktiven Karbons läßt sich aber erkennen, daß die Floren der Süd- und Nordhemisphäre eine ganz verschiedene Entwicklung nehmen; die Flora unserer Gegenden, die der Nordhemisphäre eigentümliche, hatten wir im vorigen kennen gelernt; der der Südhemisphäre (und Ost-Indiens, wo diese Flora das vielgenannte Gondwana-Land bewohnte) müssen wir nun noch einige Worte widmen. Diese Flora bezeichnet man nach dem Auftreten einer sehr charakteristischen, groß-blättrigen Farngruppe als Glossopteris-Flora (oder Gl.-Fazies); die großen, oft fußlangen und noch größeren zungenförmigen, anscheinend unzerteilten Wedel mit Maschenadern (Abb. 41) gehören zu den allertypischsten fossilen Pflanzenresten, die wir kennen. Sie treten in großer Verbreitung in mehreren Arten meist an vielen Punkten der Südhemisphäre auf, wie Südamerika, Süd- und Ostafrika, Indien und Australien (s. die Karte S. 65). Nur an wenigen Punkten enthält diese Flora Typen unserer nördlichen Karbonflora untergeordnet beigemischt, wie namentlich in Südamerika, auch in Südafrika. Außer den Glossopteriden — zu denen auch die mitteladerlose, sonst Glossopteris-ähnliche Gangamopteris gehört — treten hier noch eine Anzahl anderer unserer Karbonflora ebenfalls fremder Reste auf, wie die kalamitenähnlichen Phyllotheca-Arten u. a. mehr; besonders bemerkenswert erscheinen Sphenophyllum-Arten mit ausgezeichneter Blattmosaik (siehe Abb. 42a), die sogenannten Trizygien. Diese Sphenophyllen erhalten sich in der Glossopteris-Fazies nebst den Glossopteriden vom „Permo-Karbon" an bis in die Trias hinein, also viel länger als die Sphenophyllen bei uns.

Wie sich gelegentlich nördliche Typen der Glossopteris-Flora beimischen, so erscheinen auch umgekehrt — allerdings bisher sicher nur am Weißen Meer in Nordrußland — ausnahmsweise Glossopteris-Pflanzen mit unseren permischen Pflanzen gemischt; doch scheint das ein Ausnahmefall zu sein. In diesem Zusammenhang möge auch das Auftreten einer Karbonflora vom nördlichen Typus bei Tete am Zambesi erwähnt sein, das bisher ein pflanzengeographisches Rätsel bildet. Wahrscheinlich sind die eigentlichen Glossopteris-Schichten etwas jünger (vom „Permokarbon" an beginnend); sonst sind die südlichsten bekannten Punkte mit einer Karbonflora des nördlichen Typus das südliche Oran (Nordafrika) und die Gegend von Eregli (Heraklea) in Kleinasien am Schwarzen Meer.

Die Verschiedenheit in der Entwicklung der Permokarbonfloren vom nördlichen

und südlichen Typus ist ihren Ursachen nach unbekannt; jedoch besteht auch in geologischer Hinsicht gegenüber der Nordhemisphäre für die Glossopteris-Gebiete eine große Abweichung: die Südhalbkugel hat zur Permokarbonzeit eine größere Vereisung, eine Eiszeit gehabt, die ihre Spuren in Südamerika, Südafrika, Indien und Australien in zweifelloser Weise erkennen läßt.* Mit dieser steht die Glossopteris-Flora insofern im Zusammenhang, als z. B. in Südafrika die Gletscherablagerungen stellenweise den Vegetationsuntergrund der Glossopteris-Vegetation bilden. Wieviel später nach dem Verschwinden der Gletscher jedoch diese Vegetation dort gegrünt hat, läßt sich schwer sagen; aus dem Funde von Wurzeln in den Gletscher-Moränen dieser Schichten folgt natürlich ganz und gar nicht, daß diese bald nach der Gletscherzeit dort erwachsen ist, da wir auch heute unsere Feldfrüchte usw. auf Gletschermoränen anpflanzen, ja auf noch viel älteren Schichten. Das ist aber jedenfalls sicher, daß diese Glossopteris-Vegetation lange nach Verschwinden des Eises dort gewachsen ist — sie bildete auch Kohlenlager —, denn schon das Äußere der großblättrigen Glossopteriden, die großen sonstigen Farne, die Phyllotheca-Arten, tragen ganz und gar nicht den Charakter einer kümmerlichen Eiszeitflora, sondern im Gegenteil den einer üppigen, klimatisch begünstigten Flora. Ferner hat man nur an wenigen Stellen — diese sind dafür um so interessanter — sichere Zuwachszonen bei den zahlreichen versteinerten Holzresten dieser Flora gefunden, so daß wohl ein ähnliches Klima anzunehmen ist, wie es damals bei uns herrschte. Von dem Eishauch des Klimas der permokarbonischen Gletscher hat diese Flora nichts mehr zu kosten bekommen, das ist zweifellos. Nur in Australien und auf den Falklands-Inseln, dem neu-entdeckten südlichsten Fundpunkte von Glossopteris-Pflanzen (51° südl. Breite) hat man Jahresringe nachweisen können, und diese Tatsache ist sehr interessant, da sie direkt darauf hinzudeuten scheint, daß die letzten Nachwehen der Permeiszeit stellenweise noch auf die ältere Glossopteris-Flora eingewirkt haben. Soviel über die Glossopteris-Flora. Wir werden später sehen, daß sich von der Trias an „die Gegensätze zwischen Nord und Süd allmählich mildern", besonders in der Jurazeit, um dann neuerlichen Differenzen, wie sie heute noch bestehen, Platz zu machen.

Die auffallende Konformität unserer nördlichen Karbonflora in sich hatten wir schon oben hervorgehoben; es gibt Gewächse, die ebenso in Europa wie in Amerika auftreten, ja zum Teil sogar im östlichen Asien (China). Es hat sich jedoch neuerdings gezeigt, daß man auch hier nicht zu weitgehende Vorstellungen von der Gleichheit der Flora des produktiven Karbons sich machen darf, besonders im mittleren produktiven Karbon, d. h. gerade in den für uns wegen ihres Kohlenreichtums wichtigsten Schichten der Steinkohlenformation. Wir können Einzelheiten in dieser interessanten Frage hier nicht geben, besonders da die Untersuchungen in dieser Beziehung noch in den ersten Anfängen stecken. Doch mag hier wenigstens einiges Allgemeine Platz finden. Binnenreviere (S. 61), wie das Saarbecken, die Zwickauer, die böhmischen Becken, zeigen eine ganze Reihe ihnen eigentümlicher Pflanzentypen, aber auch andere Reviere verhalten sich ähnlich. Die paralischen, meeresnahen zeigen eine Reihe gemeinsamer Züge in der Flora, ferner weisen von den europäischen die westlichen manche

* Auch auf der Nordhemisphäre nehmen einige Forscher eine permische Eiszeit an, doch ist das bis auf weiteres sehr zweifelhaft.

Gegensätze zu den östlichen usw. auf. Sehr im argen liegt noch der Vergleich der nordamerikanischen Karbonflora mit der europäischen; er enthält noch sehr viele dunkle Punkte. Gewisse Horizonte beherbergen eine in manchen Zügen der gleichzeitigen europäischen durchaus entsprechende Flora. Nach alledem ist — was früher für widersinnig gehalten worden wäre — Pflanzengeographie im Karbon doch möglich, und diese wird eine der wichtigeren Aufgaben der Erforschung der Steinkohlenflora für die nächste Zeit sein; sie wird mit der weiteren Vertiefung der Kenntnis der einzelnen, zum Teil sehr schwierig festzustellenden Arten der Karbonflora an Bedeutung gewinnen.

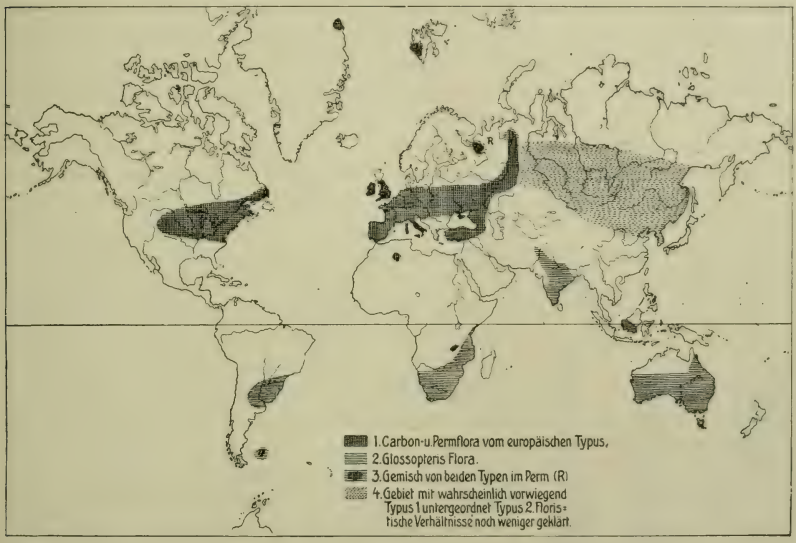


Abb. 65.
Karte zur Darstellung der Verbreitung der Karbon- und Permfloren vom europäischen und vom Glossopteris-Typus.

B. Das Mesozoikum der Pflanzenwelt.

Schon im Rotliegenden, der auf die Steinkohlenformation folgenden Periode, wo zahlreiche vulkanische Ausbrüche in dem varriszisch-armorikanischen Gebirge die vorangegangene Gebirgsbildung abschlossen, wo gleichzeitig der größte Teil der erst aufgerichteten Gebirgszüge wieder abgetragen wurde, machten sich mehr und mehr Veränderungen in der Zusammensetzung der Pflanzendecke bemerkbar, die die kommenden Verhältnisse vorbereiteten. Wir sehen, wie im Rotliegenden die Masse der Lepidophyten (Lepidodendren, Sigillarien, Bothrodendren) allgemach ausstarb und nur noch in einigen wenigen Vertretern einen verzweifelten Kampf mit den neuen Verhältnissen führte; ferner, wie auf der anderen Seite Gewächse aus der Koniferengruppe (die Walchien) auftauchten, die — im Gegensatz zu den karbonischen Gymnospermen, besonders den Cordaiten — heutigen Koniferen habituell und auch sonst vergleichsweise ähnlich zu nennen sind. Wir sehen schließlich noch andere Angehörige dieser Gewächsgruppe in einzelnen, sehr zerstreuten Vorläufern auftreten, die erst in der folgenden Periode, dem salzreichen Zechstein, und noch später ihre Hauptentwicklung haben.

Die Pflanzenreste, die aus der ältesten Periode des pflanzlichen Mesozoikums aufbewahrt sind, sind nicht zahlreich, und doch lassen sie bei ihrer Spärlichkeit in unzweideutiger Weise die prinzielle Verschiebung der Verhältnisse bereits erkennen, die sich im Gegensatz zum Paläozoikum geltend macht. Die Koniferen oder Gymnospermen überhaupt bilden bereits einen überwiegenden Prozentsatz der Flora, so daß ihre Vorherrschaft bereits im Zechstein unbestritten ist, und man daher *von hier ab das pflanzliche Mesozoikum*, die mittlere Erdperiode des Pflanzenreichs, rechnen muß. Größtenteils besteht der Zechstein aus marinen Bildungen (wie schon die mächtigen Salzlager ahnen lassen), in denen sich keine Landpflanzen finden; in Deutschland ist es der Kupferschiefer, — jener stark bituminöse, kalkhaltige, schwarze „Schiefer", der wegen seines schwachen Kupfergehaltes den ausgedehnten Mansfelder Kupferbergbau verursacht hat, — der als festlandnahe Bildung uns auch von der Flora dieser Periode Kunde gibt. In ganz Mittel- und Nord-Europa sind es überhaupt ähnliche Schichten, die Pflanzenreste beherbergen, wie z. B. die Gröbener Schichten in Tirol, die ebenfalls kupferhaltigen Schichten im Ural u. a. Für uns genügt es, einige Pflanzen unseres Kupferschiefers kennen zu lernen. Die Pteridophyten sind nur sparsam vertreten; ein letzter Nachläufer der im Rotliegenden so zahlreichen Kallipteris tritt uns in einem Miniaturfarn entgegen (C. *Martinsi*); größer ist die seltenere *Taeniopteris Eckardti*; von dieser Gattung mit den bandförmigen Blättern treten nunmehr im Mesozoikum teilweise sehr große Arten oft zahlreich auf, im Zechstein jedoch noch nicht. Die wenigen, aber interessanten Farnreste treten sehr zurück

Abb. 66.
Links oben: Ullmannia Bronni („Frankenberger Kornähre").
Rechts: Ulm frumentaria, aus dem Kupferschiefer des Zechsteins.

gegen die Masse der Ulmannien, Koniferen, deren systematische Stellung unsicher ist. Von den Walchien ist nichts mehr vorhanden, dagegen haben wir ca. 3 Arten dieser Ulmannien, die zum Teil kurzschuppenförmige, zum Teil länglich-nadelförmige Blätter trugen (Abb. 56). Die ersteren (U. Bronni) finden sich, in Kupfererz umgewandelt, besonders im Kupferschiefer von Frankenberg in Hessen und sind unter dem irreführenden Namen „Frankenberger Kornähren" weit bekannt. Meist finden sich die langblättrigen Zweige häufiger. Von großem Interesse ist ferner das Auftreten einer Ginkgoazee, einer Baiera, die wir auch schon bei der Rotliegendflora erwähnt hatten, wo sie allerdings noch sehr selten ist. Diese Ginkgoazeenblätter sind durch ihre fächerig-handförmige Zerteilung so charakteristisch, daß sie kaum mit etwas anderem verwechselt werden können. Wie viele fossile Ginkgophyten, weisen auch die Blätter der Zechstein-Baiera eine bedeutend stärkere Spreitenzerteilung auf als die heutige bekannte Ginkgo biloba, jener eigenartige, seiner laubblattartigen Blätter wegen durchaus nicht gymnospermenhafte Baum aus dem östlichen Asien. Trotz ihrer charakteristischen Form sind die Blätter dieser Bäume, die erst im mittleren Mesozoikum den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, lange verkannt worden, so z. B. hat sie der eine für Algen („Fucoïdes digitatus") gehalten, andere sahen sie als Farne an („Cyclopteris digitata"), und erst der bedeutende Paläobotaniker O. Heer, der an ostasiatischem, jurassischem Material auch die Blütenverhältnisse kennen lernte, lüftete den Schleier, der über diesen Blättern lag. Baiera nennt man die meist mit größer und stärker zerteilten Blättern versehenen Ginkgophyten, während man die mehr unserm Ginkgoblatt ähnelnden, weniger differenzierten Blätter zu Ginkgo selbst stellt. Bei manchen dieser Ginkgophyten, wie man mit einem allgemeineren Ausdruck Nathorsts besser sagt, ging die Spreitenzerteilung bis zur Haarfeinheit („Trichopitys"). An manchen Orten treten noch andere Koniferen zu den hier genannten hinzu, von denen wir aber nur noch als besonders wichtig die erste Voltzia-Art erwähnen (V. Liebeana); die Voltzia-Blütezeit fällt erst etwas später (Buntsandstein), doch ist die eine Art bereits im Zechstein stellenweise in ziemlicher Menge vorhanden. Bei den Voltzien ist die systematische Stellung nicht so unsicher wie bei den Ulmannien; ihr Zapfenbau weist mit ziemlicher Bestimmtheit in die Verwandtschaft der Sumpfzypressenfamilie, der Taxodieen, mit denen sie wohl von allen heutigen Forschern in Verbindung gebracht wird. Diese Familie würde danach also sehr alt sein und im allerältesten Teil des Mesozoikums der Pflanzenwelt bereits vertreten gewesen sein. Die Ähnlichkeit mit den Taxodieen beruht in den zahlreichen Samenanlagen auf der Zapfenschuppe und deren meist starker Ausfransung oder handförmiger Lappung, die besonders bei der heutigen japanischen Konifere Cryptomeria deutlich ist. Die Voltzia-Zapfenschuppen finden sich häufig und zwar meist einzeln abgefallen, wie die Schuppen des Zapfens unserer Weißtanne.

Ein weiteres Eingehen auf die Zechsteinflora erübrigt sich hier; viel mehr ist auch nicht bekannt. Etwas zahlreicher — aber nur lokal häufig — sind die aus der nun folgenden Buntsandsteinperiode bekannten Pflanzenreste. Die Seltenheit der Pflanzenreste hängt auch hier mit der Natur des Gesteins zusammen. Der Buntsandstein besteht in Mitteldeutschland meistens aus roten oder bunten Sandsteinen, in gewissen Horizonten mit Rogensteineinlagerungen (so genannt wegen der kleinen kugel-

artigen Ausscheidungen [Oolithe] darin); er wurde früher als Strandbildung aufgefaßt, doch ist seine große Mächtigkeit auffallend. Joh. Walther und andere ihm folgende haben ihn daher als eine Wüstenbildung, als eine riesige ehemalige Sandwüste erklärt. Für beide Fälle ist die Seltenheit von Pflanzenresten darin leicht begreiflich. Unter diesen spielen wieder Koniferen die Hauptrolle. Die bekannteste ist eine Art der bereits oben genannten Gattung Voltzia (Abb. 57), die wegen ihrer verschieden langen Nadeln den Namen V. heterophylla führt; man kennt von dieser Art auch den Zapfen, dessen lockergestellte Schuppen die für heutige, speziell aber für fossile Taxodieen so typische Zerspaltung der Zapfenschuppen aufweisen. Eine andere, durch eigentümlich breite, flache Blätter hervorstechende Konifere ist Albertia, die dadurch an Arten der lebenden Kauri-fichte (Dammara oder Agathis) erinnert und wohl zu der Araukarienfamilie gehört haben kann, was indes nicht sicher ist; schon die Walchien des Rotliegenden sind, wie wir sahen, mit dieser uralten, heute so fremdartig anmutenden Gewächsgruppe mindestens verwandt.

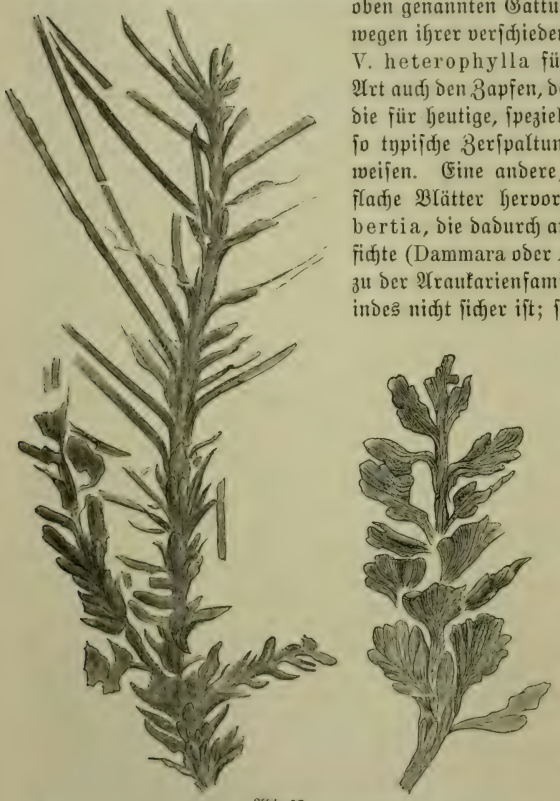


Abb. 57.
Voltzia heterophylla (rechts Zapfen), Charakterkonifere des Buntsandsteins.
(Nach Schimper.)

Die Pteridophytenflora dieser Periode ist im Verhältnis zu der Zahl der Reste, die überhaupt bekannt sind, nicht gerade ärmlich zu nennen. Die Farne sind teilweise recht großlaubig und ansehnlich, wie die neuropterisartigen Neuropteridium-Arten oder der unter dem Namen Anomopteris Mougeoti bekannte Farn. Wie auch im späteren Mesozoikum finden sich nicht selten Schachtelhalmgewächse, die sich gegenüber den heutigen schon durch eine beträchtliche Größe auszeichnen. Sie erhalten sich wie die karbonischen meist in Form von Markstein-kernen. Man sah diese Reste früher und auch zum Teil heute noch als wirkliche Schachtelhalme (im heutigen Sinne) an und nannte sie direkt Equisetum, indes ist das zum Teil etwas voreilig gewesen, wie genauere Untersuchungen in neuerer Zeit gelehrt haben; der vorsichtigere Name Equisetites ist daher passender. Die Buntsand-stein-, überhaupt die Equisetiten der Trias sind phylogenetisch sehr interessant, da sie

manche Eigenschaften besitzen, die in gewisser Weise zwischen den heutigen Schachtelhalmen und den Kalamarien vermitteln. Wir hatten früher gesehen, daß die Blätter der Kalamarien sich gegenüber den scheidig bleibenden der heutigen Equiseten durch vollständige Trennung der Blattquirle in einzelne Blätter (Annularia und Asterophyllites) auszeichnen; ein Teil der mesozoischen Equisetiten verhält sich nun wie die rezenten Equiseten, ein anderer macht es ähnlich wie die Kalamiten, bei einem noch anderen tritt zwar auch eine Scheidenzerschlitzung ein, aber nur in untergeordneterem Grade, indem die ganze Scheide mit Vorliebe in zwei Blatteile sich spaltet, wie Abb. 58 zeigt. Hiervon führt diese Pflanze den Namen Schizoneura, d. h. nach den „Nerven" spaltende Pflanze, und wegen des kuriosen Aussehens Sch. paradoxa. Eine spezielle Rolle spielen diese Gewächse in der Glossopteris-Flora (S. 63), aber auch bei uns waren sie vertreten. Die Equisetiten, die durch die vollständige Zerspaltung der Blattscheiden in einzelne Blätter sehr wie Kalamiten anmuten, hat man als Neocalamites bezeichnet; sie sind äußerlich den Kalamiten offenbar ziemlich ähnlich gewesen, nur kleiner; sie bilden das Röhricht auf der mesozoischen Vegetationslandschaft. Ob, wie man bei der Größe vermuten könnte, die Stämme zum Teil nachträgliches Dickenwachstum besaßen wie die Kalamiten, ist sehr fraglich; da ein Teil der mesozoischen Equisetiten richtige Scheidenblätter haben, wird es bei diesen wohl nicht der Fall gewesen sein.

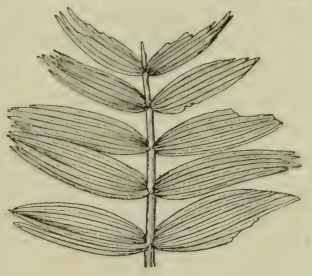


Abb. 58.
Schizoneura paradoxa. Aus dem Buntsandstein. (Nach Potonié.)

Abb. 59.
Pleuromeia Sternbergi. Aus dem Buntsandstein. (Nach Potonié.)

Wie die Neokalamiten noch in mancher Hinsicht an die paläozoischen Kalamiten erinnern, ebenso ist es noch mit einem anderen Gewächs, das im Buntsandstein Deutschlands, auch Frankreichs, stellenweise vorkommt, der Pleuromeia (Abb. 59). Die unverzweigten, kerzengeraden Stämme dieses noch zu den baumförmigen Lepidophyten gestellten Gewächses, die an der Spitze die zapfenförmige Blüte tragen, erinnern in vieler Beziehung an die allerdings sehr viel größeren Lepidophyten; die Rindenskulptur ähnelt der der Subsigillarien (leiodermen Sigillarien, deswegen auch zuerst als Sigillaria angesehen), die vierlappige Wurzel erinnert an die Stigmarien. Man hat in dieser Vierlappigkeit auch eine Ähnlichkeit mit dem vierlappigen Stämmchen unseres Brachsenkrauts (Isoëtes) sehen wollen, und glaubte neuerdings auch den Besitz zweierlei Sporen (wie auch z. B. Isoëtes hat) bei Pleuromeia annehmen zu können, doch ist die nähere Verwandtschaft dieses sonderbaren Gewächses in Wirklichkeit wohl ziemlich unklar. Auf jeden Fall aber bietet die Pflanze als letzter Nachläufer der großen paläozoischen Lepidophyten ein großes Interesse.

Spärlich sind im Buntsandstein die Reste der sonst im Mesozoikum so häufigen, vorn nicht genannten Gymnospermengruppe der Zykadophyten, der Palmfarngewächse,

die wir daher später behandeln werden; die Spärlichkeit liegt aber wohl nur an den ungünstigen Vegetationsbedingungen, die der Buntsandsteinboden und dessen Nähe diesen Gewächsen bot; sie treten ja schon in den ersten Spuren am Schluß des Paläozoikums auf und müssen daher während dieser Zeit umsomehr vorhanden gewesen sein, als sie bald darauf in der oberen Trias und im Jura zu größter Menge und Mannigfaltigkeit sich entwickeln.

Gehen wir in der Entwickelung der Erdgeschichte einen Schritt weiter, in die Schichten des Muschelkalkes, so kommen wir damit in eine für die Frage der Entwickelung der Pflanzenwelt sehr unfruchtbare Periode, indem sich hier, da es sich um ausschließlich marine Schichten handelt, Pflanzenreste so gut wie gar nicht finden. Nur höchst seltene Einschwemmsel von Koniferenzweigen, von Farnstämmen (Knorripteris) geben uns dürftige Kunde von dem Pflanzenleben dieser sehr ausgedehnten Periode. In den entsprechenden Schichten der Alpen, wo die Trias in einer von der gewöhnlichen sehr abweichenden Schichtenausbildung auftritt, beginnt dagegen nunmehr eine Gruppe von Algen eine hervorragende Rolle zu spielen, die bereits früher erwähnten Dasykladazeen, die schon ihre Vorläufer im Silur hatten; sie treten in solcher Masse auf, daß sie besonders in der oberen alpinen Trias, die unserm Keuper entspricht, mächtige Schichten zusammensetzen und als Gesteinsbildner eine große Rolle spielen (Abb. 60).

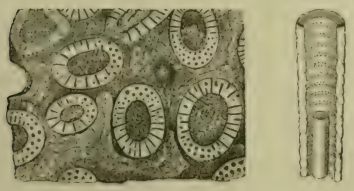


Abb. 60.
Diploporenkalk, ganz erfüllt von den Diploporenskeletten. Rechts: Einzelnes Individuum von innen. Obere Trias der Alpen. (Nach Schimper.)

Sehr reich und mannigfaltig ist die Vegetation, die die Pflanzendecke der nun folgenden Keuperschichten zusammengesetzt hat. Ganz speziell gilt dies von der Pflanzenwelt des oberen Keupers, der rätischen Formation, an die sich nach oben unmittelbar der untere (schwarze) Jura anschließt; unsere Kenntnisse von dieser teilweise sehr eigenartigen und fremdartigen Pflanzenwelt sind recht bedeutend. Berühmte Fundpunkte für diese Reste sind der fränkische Jura bei Bayreuth, Erlangen und weitere Umgebung, ferner das südliche Schweden. Über beide Vorkommnisse besitzen wir ausführliche Bearbeitungen; über den deutschen Rät von A. Schenk, über den schwedischen von A. G. Nathorst. Schließlich sind auch die Reste aus den analogen Schichten der Südhemisphäre, der Glossopteris-Fazies, den sogenannten oberen Gondwana-Schichten sehr reichlich, so daß wir über die Verbreitung der rätischen Pflanzen fast so gut orientiert sind wie über die der karbonischen. Die Vegetationsbedingungen müssen stellenweise, namentlich im östlichen Asien, für die Flora ausgezeichnete gewesen sein. Denn es ist — in Europa nur unbedeutend, um so großartiger dagegen in Ostasien — zur Bildung ausgedehnter und mächtiger Steinkohlenflöze gekommen, zu denen übrigens auch ein Teil der chinesischen gehört, so daß für diesen Teil der Erde die rätisch-liassische Periode eine Steinkohlenzeit darstellt. Nicht viel später finden wir auch in Europa im unteren Jura Steinkohlenlager, und zwar namentlich in Süd-Ungarn (auch in Niederösterreich), wo wir eine ganze Anzahl von abbaufähigen Lias-Steinkohlenflözen haben, an der bekanntesten Stelle bei Fünfkirchen ca. 100 Flöze mit sehr bedeutendem Berg-

bau; lokal, wie bei Lunz in Niederösterreich treten auch schon im eigentlichen Keuper kleine Kohlenlager auf mit zahlreichen Pflanzenresten. Die eigentliche Keuperflora unterscheidet sich von der rätischen nicht gar zu sehr, so daß wir beide im Zusammenhang behandeln; noch größer ist die Übereinstimmung der rätischen mit der unter-liassischen, so daß es auf Grund der Flora oft unmöglich ist, zu sagen, ob man die betreffenden Schichten als rätische oder liassische ansehen soll. Man findet daher sehr häufig die Schichten als rätisch-liassische bezeichnet oder als Grenzschichten des Juras und Keupers usw.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Pteridophytenflora, die in großer Mannigfaltigkeit vertreten ist. Reichlich sind ähnlich wie im Paläozoikum Farne aus der Gruppe der Marattiazeen mit den verwachsenen Sporangien vertreten, die allerdings nur seltener so erhalten sind, daß weitgehende Einzelheiten sichtbar sind. Äußerlich sind diese Farne zum Teil karbonischen Pekopteriden zum Verwechseln ähnlich (Pecopteris Meriani). Einige Forscher sind sogar der Meinung, daß gewisse Farne des Räts zu der heute noch lebenden Gattung Marattia selbst gehört haben (Taeniopteris bzw. Marattia Muensteri). Diese Formen enthalten die mit den lebenden Danaea-Arten, ebenfalls Marattiazeen, in Parallele gestellten Reste, speziell die Taeniopteris- und Danaeopsis-Arten, von denen die ersteren, wie schon früher erwähnt, im Mesozoikum, die letzteren im eigentlichen Keuper sehr gewöhnlich sind. Eigentümlich sind die vom Rät bis zum mittleren Jura häufigen Thinnfeldia-Arten (Abb. 61), die auch auf der Südhemisphäre, in anderen Typen wie bei uns, eine große Rolle in der Flora spielten.

Abb. 61.
Thinnfeldia-Blatt.
Aus dem Rät-Lias von Franken.
(Nach Schimper.)

Die interessantesten Reste unter den Farnen des Keupers, dessen letzte Ausläufer im Wealden, am Ende des pflanzlichen Mesozoikums, sich finden, sind zweifellos diejenigen, die in die Verwandschaft der heute fast ausgestorbenen, nur in einigen Arten im malayischen Archipel noch vertretenen Familie der Matoniazeen gehören, von einigen sogar direkt zu dieser Familie gestellt werden. Es sind sowohl durch ihr Äußeres wie zum Teil durch die Aderung außerordentlich auffallende Gewächse. Einen besonders charakteristischen Vertreter dieser Gruppe sehen wir auf unserem Vegetationsbild des Mesozoikums nach den Angaben A. G. Nathorsts rekonstruiert: ein lyraartiges Dictyophyllum. Der sonderbare Habitus, den diese Pflanzen bieten, kommt in mehr oder minder analoger Weise bei den übrigen Gewächsen dieser Gruppe zum Ausdruck; die „fußförmige" Verzweigung, wie der Botaniker sie nennt, findet sich an rezenten Pflanzen z. B. bei der Nießwurz (Helleborus). Der oben genannte Name Dictyophyllum stammt her von δίκτυον Netz und φύλλον Blatt, und den Namen Netzblatt tragen diese Pflanzen mit vollem Recht, denn ihre Aderung ist netzförmig, eine Maschenaderung. Wir hatten bereits im mittleren produktiven Karbon in Lonchopteris und Linopteris, dann später in Glossopteris Gewächse kennen gelernt, die Maschenaderung besitzen, und zwar die einfachste Form dieser, die sogenannte einfache Maschenaderung. Die Dictyophyllum-Arten und Verwandte stellen in der

Blattaderung jedoch einen komplizierteren Typus dar, den wir früher schon (S. 31) als Doppelmaschenaderung bezeichnet haben, insofern kleinere, feinaderigere Maschen noch innerhalb größerer auftreten. Diese Pflanzen haben damit im Prinzip den Aderungstypus unserer hochentwickelten Dikotyledonen erreicht, und es ist eine gewisse Ähnlichkeit mit solchen Laubblättern nicht zu bestreiten, so daß ein solcher Rest einmal für ein Platanenblatt angesehen worden ist. Daß es sich jedoch um Farne handelt, daran ist infolge der die Unterseite oft bedeckenden Sporangienhäufchen gar kein Zweifel. Die verbreitetsten, hierher gehörigen Gattungen, die zum Teil schon vom Keuper an existieren,

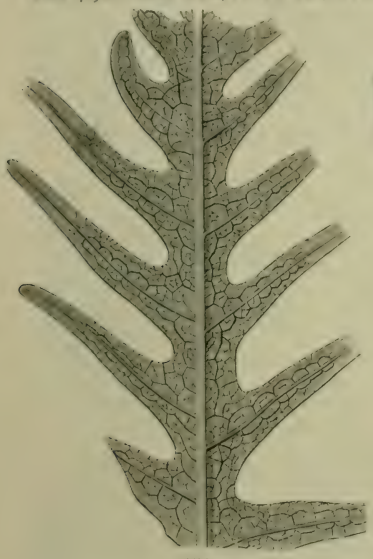
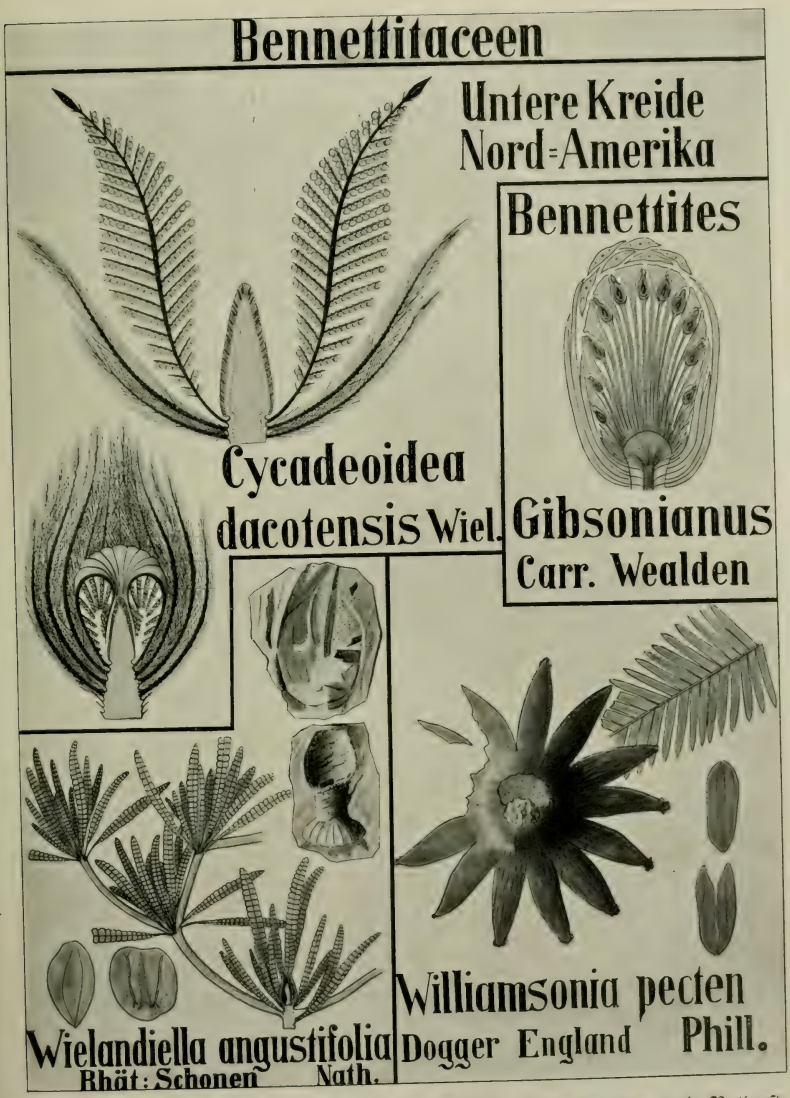


Abb. 62.
Dictyophyllum- (Thaumatopteris-) Blattstück aus dem Rät-Lias von Franken. (Nach Schimper.)

Abb. 63.
Sagenopteris rhoifolia.
Aus dem Rät-Lias von Franken. (Nach Schenk.)

im Rät sehr häufig angetroffen werden und über die ganze Erde zerstreut sind, merkwürdigerweise aber in Indien fehlen, sind das obengenannte Dictyophyllum (Abb. 62) und die nahe verwandte Clathropteris; in die Nähe dieser gehören auch die Laccopteris-Arten (Abb. 68, S. 82).

Zu diesen Gewächsen treten dann noch andere Farne von Sphenopteris- und Pecopteris-Charakter, sowie besonders in Nordamerika, aber auch im Lunzer Keuper neuerdings gefundene Lonchopteris-artige Farne, auf die einzugehen hier zu weit führen würde, unter denen besonders Pekopteriden mit großen dreieckigen Blättern hervorragen (Cladophlebis). Einen kurzen Blick müssen wir jedoch noch auf die anderen Pteridophyten dieser Periode werfen. Die Schachtelhalmgewächse, die wie gewöhnlich besonders gern im Sandstein auftreten, weshalb der häufigste Keuper-



1. Wielandiella, einer der ältesten Typen der Gruppe. Rekonstruktion nach Nathorst; rechts oben Frucht mit Hüllblättern, darunter männliches Stadium mit den zu einem „Kragen" verwachsenen Pollenkammern; links unten zwei Pollenkörner. — 2. Benettites, weibliche Blüte (Längsschnitt), die langgestielten Samen mit den dazwischen sitzenden, keulig verdickten Hochblättern. — 3. Williamsonia. Links im Zentrum der Blütenhülle die weibliche Blüte bloßgelegt; rechts oben Blatt dazu, unten Pollenkörner aus den Pollensäcken an der Spitze der „Blüten"blätter. Blüten getrennt geschlechtig. — 4. Cycadeoidea, jüngerer Typ der Gruppe. Unten junge noch eingerollte Blüte; oben männliches Stadium der Blüte mit zwei entwickelten Pollenträgern (von farnartigem Äußeren); der weibliche Teil im Zentrum ist noch nicht reif.

Nach einer nach Wieland, Nathorst, Potonié gezeichneten Vorlesungstafel im Palaeobot. Institut der Bergakademie, Berlin

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Equisetites E. arenaceus (arena der Sand) heißt, unterscheiden sich nicht wesentlich von denen des Buntsandsteins, die wir schon oben besprochen hatten. Auf das Neokalamitenröhricht der Rätvegetationslandschaft hatten wir schon oben hingewiesen; es zeigt zugleich, daß diese Gewächse für die Physiognomie der Wasserflora dieser Periode wie überhaupt des Mesozoikums tonangebend gewesen sein müssen. Außer den Neokalamiten gab es auch anscheinend ganz unverzweigte, zum Teil kleine, zum Teil sehr große Equisetiten, die wohl zur heute noch lebenden Equisetum-Gattung gehört haben mögen.

Sehr eigentümlich sind die maschig geaderten Sagenopteris-Reste (Abb. 63), aus einem Stiel mit 4 oben daran sitzenden Blättern bestehend und dadurch an die in der Tracht ähnlichen, lebenden Marsilien erinnernd, die zu den schon mehrfach erwähnten Wasserfarnen (Hydropterideen) gehören. Man hat Sagenopteris mit dieser Familie in Verbindung gebracht, doch ist das noch recht unsicher, da die Sporangienverhältnisse dieses „fossilen Farnkleeblatts", wenn man Sagenopteris so nennen darf, unbekannt sind. Dennoch ist die Annahme der Existenz von Hydropteridеen in dieser Periode nicht unwahrscheinlich wie sich aus andren, im Schonenschen Rät gefundenen Fossilien ergiebt (Hydropterangium).

Bevor wir zu den höher organisierten Pflanzen dieser Periode, den die Flora beherrschenden Gymnospermen übergehen, sei noch ein höchst interessanter Fund besprochen, der uns zu einer Klasse von Gewächsen führt, die wir bisher noch gar nicht erwähnt haben: den Moosen. Die Moose bieten dem Systematiker große Schwierigkeiten, insofern ihre Anschlußlinien an andere Gruppen des Gewächsreiches ziemlich dunkel sind. Die Moose sind ja ein überaus charakteristischer und scharf umgrenzter Teil des Pflanzenreiches. In der Organisation stehen sie noch tiefer als die Pteridophyten, und man sollte erwarten, daß sie bereits in einem Zeitalter vorhanden gewesen wären, wo die Pteridophyten, die doch viel höher stehen als jene, das Szepter führten. Das ist jedoch nicht der Fall gewesen; im Paläozoikum kennen wir keine Moosreste. Zwar hat man geglaubt, äußerlich moosähnliche Pflanzenfossilien älterer Perioden als Moose ansprechen zu dürfen, wie z. B. Muscites polytrichaceus (wegen der Ähnlichkeit mit den Polytrichum-Moosen so genannt) aus dem Karbon, doch ist das, da man nur die sterilen Zweige, nicht aber die Mooskapseln und dergl. kennt, bei der Isoliertheit des Fundes sehr unwahrscheinlich. Die Moose sind bekanntlich fast ausnahmslos gesellig, in Menge bei einander vorkommende Pflanzen, und es wäre ganz unverständlich, bei der Fülle der erhaltenen Steinkohlenpflanzen, wenn sich von den etwaigen Moosen dieser Perioden nicht eine größere Anzahl erhalten hätte; in den folgenden Perioden zeigt sich ebenfalls nichts Moosähnliches. Beachtenswert ist jedoch ein Fund im Keuper Galiziens, den Raciborski als ein Lebermoos (Palaeohepatica, d. h. altes Lebermoos) angesprochen hat, und der auch recht wohl ein solches gewesen sein kann. Die Lebermoose sind nach den Lehren der Systematiker die niedrigst organisierten Moospflanzen, und ihr Auftreten ist daher wohl in einer früheren Zeit anzunehmen als das der Laubmoose; diese treten aber eigentlich erst in der Tertiärformation auf, also weit später als das angebliche Karbonlaubmoos, von dem die Lebermoose durch eine undenklich lange Zeit getrennt sind, in deren Ablagerungen man doch — wenn die Moose wirklich so alt wären — auch hier und da Moosreste entdecken müßte. Dieses sehr eigentümliche Verhalten der Moose muß man sich bei den Versuchen, Ver-

wandschaftslinien dieser mit anderen „Kryptogamen" zu konstruieren, zunächst vor Augen halten; es zeigt z. B. deutlich, daß der Versuch, die Farne von den Moosen herzuleiten, wie auch geäußert worden ist, widersinnig ist, da die Farne ganz zweifellos älter als die Moose sind. Es scheint eher, als ob die Moose sich an gewisse Algen anschließen und etwa im Mesozoikum die Grundzüge der Entwicklung dieses so isolierten Teils des Gewächsreiches zur Ausbildung gelangten, so daß uns im Tertiär z. B. im Bernstein bereits den heutigen völlig analoge Formen entgegentreten.

Obwohl in einer ziemlichen Formenfülle in der Keuper- und Rätflora vertreten, spielten die Farne, Equisetiten usw. doch nur eine akzessorische Rolle in der Pflanzendecke. Die Herrscherrolle, die ihre karbonischen, baumhaften Vorfahren innehatten, haben sie an höher organisierte Gewächse abtreten müssen, an die nacktsamigen Gewächse, die zum großen Teil — wie mächtige, verkieselte Stämme beweisen, die sich stellenweise erhalten haben — hohe und große Bäume wie auch mehr strauchiger Natur waren. Die Farnflora scheint im wesentlichen etwa wie bei uns heute Bodenflora oder Unterholz gewesen zu sein, wie dies auch auf dem Vegetationsbild zum Ausdruck kommt.

Abb. 64.
Cycas-Bäume. (Nach Lindemann.)

Wir müssen nun diese Gymnospermen etwas näher kennen lernen. Bei der Fülle dieser Gewächse ist es natürlich im Rahmen dieser Darstellung eine glatte Unmöglichkeit, auch nur den größeren Teil davon zu erwähnen; wir werden uns auf eine Auswahl beschränken, die aber vollkommen genügt, um einen generellen Einblick in die Eigenart dieser Gewächswelt zu erlangen.

Schon mehrmals haben wir die sogenannten Palmfarne (Zykadeen) erwähnt, diese eigenartigen Gymnospermen von äußerlich palmenartigem Habitus, mit den durch die Einrollung im Jugendzustand farnartig anmutenden Blättern.

Eine Vorstellung von dem Aussehen der heutigen, bei uns nicht vorkommenden, sondern in den Tropen und Subtropen beheimateten Gewächse gibt Abb. 64, die

einen Bestand von Cycas-Arten darstellt. Bei andern Zykadeen bleibt der Stamm kürzer, z. T. knollenförmig; die Blätter tragen aber alle einen ähnlichen Charakter; es sind lederige, längsaderige, einmal gefiederte Wedel, nur bei einer Gattung Bowenia kommen weiter differenzierte (zweimal gefiederte) Blätter vor. Zum Teil machen diese Pflanzen, deren Stamm übrigens nachträgliches Dickenwachstum besitzt, einen recht farnhaften Eindruck, so daß man manche lange für Farne gehalten hat, bis man in der Art der fertilen Organe die wahre Natur erkannte (Stangeria paradoxa). Diese befinden sich (Abb. 64) am Gipfel des Baumes und haben Blattform, häufiger aber Zapfenform. Die männlichen bestehen bei Cycas aus kürzeren Blättern, die auf der einen Seite mit einer Unmenge von Pollensäcken (Staubbeuteln) bedeckt sind. Männliche und weibliche Organe befinden sich auf verschiedenen Pflanzen.

Wie die fossilen Reste beweisen, hat ein Teil der mesozoischen Zykadeen im Prinzip die Eigentümlichkeiten der lebenden geteilt. Es finden sich sowohl Zapfen wie auch einzelne samentragende Blätter, die im ganzen den der heutigen Zykadeen durchaus aus entsprechen, und solche treten auch schon im Rät auf. Diese Funde gehören indes zu den großen Seltenheiten; in den weitaus meisten Fällen finden wir die bloßen Blattreste dieser Gewächse, und man hat bei diesen eine ähnliche Klassifikation vorgenommen wie bei den Farnresten. Wir hatten solche Zykadeenblätter schon im Rotliegenden (und sogar schon im obersten Karbon) kennen gelernt; hier handelte es sich mit wenigen Ausnahmen um Arten des Pterophyllum-Typus (von πτερόν [pteron] Flügel) (Abb. 65), mit, wenn man so sagen darf, pekopteridischen (S. 47), einfach längsaderigen, meist stumpfen Blättern. Diese Pterophyllen sind die vorherrschenden Vertreter der Zykadeen bis zu unserer Rätflora, von wo ab eine ganze Reihe anderer Wedelformen hinzutritt, die Zeugnis davon ablegen, daß diese Gewächse nunmehr nicht nur zu großer Individuen-, sondern auch Formenfülle sich zu entwickeln begonnen haben. Wir können diese nicht alle erwähnen; wir nennen die Otozamiten, mit eigentümlich-neuropteridischen, sich zum Teil deckenden Blättern; an diese sich anschließend den sehr eigenartigen, weil mit Maschenadern versehenen Dictyozamites (δίκτυον Netz und Zamia eine lebende Zykadee), der sowohl im europäischen Rät und Jura wie in der Glossopteris-Fazies vorhanden ist; ferner die länglich-lanzettlichen Podozamiten, deren systematische Stellung noch unsicher ist, die eigentlichen Zamiten mit lang zungenförmigen, spitzen Blättchen, und die Anomozamiten, an kurzblättrige, gedrungene Pterophyllen erinnernd. Diese bringen uns auf eine andere Gruppe mit etwas unsicheren Beziehungen, die (Abb. 66) öfter an Taeniopteris-Blätter erinnernden Nilssonien, die mehr oder weniger, oft sehr unregelmäßig in einzelne Blättchen zerreißen, wie etwa Bananenblätter, wie dies auch oft die Taeniopteris-Blätter tun. Sie machen äußerlich sehr farnartigen Eindruck, und bieten der Blattform nach Übergänge zu den obengenannten Pterophyllen. Die Blüten standen zum Teil schopfartig zusammen und umhüllten, wie Nathorst zeigte, die samentragenden Organe. Ob es sich bei den Nilssonien um Verwandte der Zykadeen handelt, ist nicht sicher.

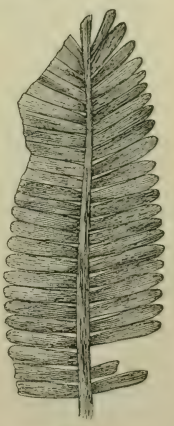


Abb. 65.
Pterophyllum-Blatt aus dem Keuper.
(Nach Potonié.)

Werfen wir einen Blick auf unsere Rätlandschaft, so sehen wir links ein sonderbar verzweigtes Gewächs mit Blattschöpfen, wie wir oben andeuteten, die indessen den Anomozamitestypus zeigen. Schon an dem Habitus dieses Gewächses, das seine Beziehung zu den Zykadeen unter anderem durch die Blätter, die in der Jugend eingerollt sind, zur Schau trägt, erkennen wir, daß manche von den früheren „Zykadeen" doch ganz anders aussahen als unsere heutigen Zykadeen, und noch mehr kommt uns dies zum Bewußtsein, wenn wir die Blüten dieser Pflanze — Wielandiella nannte Nathorst sie nach dem amerikanischen Gelehrten Wieland (vgl. Taf. Bennettitazeen, Fig. 1) — in Augenschein nehmen; durch die Untersuchungen Nathorsts, der auch die Rekonstruktion der ganzen Pflanze gegeben hat, sind wir hierzu in der Lage. Wir finden zunächst einen kleinen Hochblätterschopf, und wenn wir in diesen hineinschauen, so fällt unser Blick auf ein keulenförmiges Organ, an dem die Frucht saß (auch diese kennen wir unter dem Namen Bennettites (Taf. Benn., Fig. 2); am Grunde des kurzen, die Frucht tragenden Stiels sitzt ein Ring, der aus lauter einzelnen Pollenkammern besteht, in denen man auch Pollenkörner nachgewiesen hat. Wir haben also hier im Prinzip den Bau der Blüte unserer höchstentwickelten Pflanzen, der Angiospermen, wenn wir die Hochblätter mit Blütenblättern vergleichen. Ebenso auffällig ist diese Analogie bei anderen Gewächsen dieser Gruppe, die man als Bennettitazeen bezeichnet, den Williamsonien. Hier saß eine sternförmige Blütenhülle um die Frucht herum, und die „Blütenblätter" der männlichen Blüten trugen an den Spitzen Pollensäcke (Taf. Benn., Fig. 3).

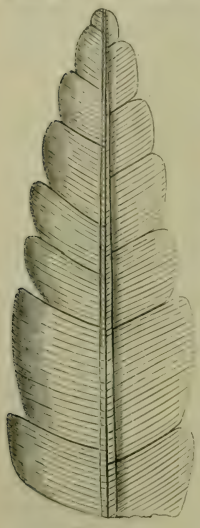


Abb. 66.
Nilssonia polymorpha.
Aus dem Rät Frankens.
(Nach Schimper.)

Die Bennettiteen-Früchte verraten sich auch bei kohliger Erhaltung durch die eigentümlich kleingefelderte Oberfläche. Man kennt sie aber auch echt versteinert; sie zeigen sich hier zusammengesetzt aus vielen mehr oder weniger langgestielten, an einer kurzen Achse sitzenden Samenanlagen, die von vorne keulig verdickten Hochblättern eng eingeschlossen werden, so daß die Samen beinahe gar nicht „nackt" sind (Taf. Benn., Fig. 2). Sie erinnern entfernt an die Früchte der Ranunkulazeen, Magnoliazeen und anderer Gewächse der Polycarpicae-(„Vielfrüchtler") Reihe der Dikotyledonen, was besonders insofern interessant ist, als Hallier in diesen Gewächsen aus anderen Gründen die ältesten Dikotyledonen sieht.

Die eigentlichen Bennettites-Reste treten erst im Wealden auf, wo sie auch wieder aussterben; wir werden dort noch einmal auf sie zurückkommen.

Auf jeden Fall aber erkennen wir schon jetzt, daß man diese von den heutigen Zykadeen so sehr verschiedenen und übrigens im Mesozoikum ihrerseits wieder in mannigfachen Typen auftretenden Gewächse nicht einfach ebenfalls „Zykadeen" nennen kann; wir werden daher mit Nathorst den umfassenderen Namen Zykadophyten anwenden, zu denen sowohl die eigentlichen Zykadeen wie auch die eben berührten Bennettiteen gehören.

Die Nilssonien, die möglicherweise auch hierher gehören, lassen sich bis in die ungeheuer viel spätere Tertiärzeit verfolgen, da sich eine Art im Tertiär der Insel

Sachalin findet, zusammen mit heute noch lebenden Arten oder deren allernächsten Verwandten. Dies Verhältnis erinnert außerordentlich an die Reste einer anderen Gymnospermengruppe des Mesozoikums, die wir auch schon früher erwähnt haben, der Ginkgophyten, deren letzter Nachkomme sich heute noch in Ostasien, angeblich auch wild findet: Ginkgo biloba. Dies hat Nathorst zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß es nicht ganz ausgeschlossen ist, Nilssonia noch lebend im östlichen China anzutreffen, wo noch botanisch so manches zu entdecken ist.

Wir hatten schon früher hervorgehoben, daß sich ein großer Teil der fossilen Ginkgophyten durch weit stärkere Differenzierung der Blattflächen auszeichnet als die lebende Art, die wir schon in den älteren Perioden (seit dem Rotliegenden, S. 59) unter dem Namen Baiera kennen lernten; sie sind im Rät ziemlich häufig (z. B. Baiera Muensteriana). Man kennt auch Blüten dieser fossilen Gewächse, die die Zugehörigkeit zu den Ginkgogewächsen zweifellos dartun. Erst später (im Jura) treten weniger stark zerteilte Blätter auf, die man direkt als Ginkgo (Abb. 67) bezeichnet. Andererseits gibt es im Mesozoikum fast haarförmig fein zerteilte Ginkgophytenblätter (Czekanowskia, Trichopitys), und das Blattwerk dieser Gewächse muß einen noch duftigeren Eindruck gemacht haben als unsere schlanken Ginkgozweige. Wie die fossilen Ginkgophyten ausgesehen haben, darüber kann man nur durch Analogieschlüsse urteilen. Es werden Bäume oder Sträucher gewesen sein wie unser Ginkgo; man kann leider keinen Zusammenhang zwischen den zahlreich bekannten fossilen Holzresten und Ginkgoazeenblättern konstruieren, wie dies bei undern Gewächsen möglich ist; wenn also auf unserer Rätlandschaft die Ginkgophyten als Bäume — wie die lebenden mit den schlanken, ausholenden Zweigen — dargestellt sind, so beruht dies auf einem allerdings sehr wahrscheinlichen Analogieschluß.

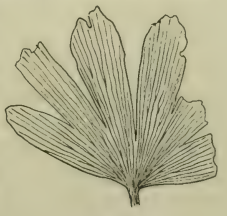


Abb. 67.
Ginkgo digitata.
Aus dem Braunjura.

Wir sind mit den Ginkgophyten bereits in die Nähe einer andern Gymnospermenfamilie gekommen, zu denen man früher die Ginkgo biloba auch ohne Einschränkung stellte, der Taxusfamilie, zu der die eibenartigen Gewächse, ferner die heute größtenteils auf die Südhemisphäre beschränkten Podokarpeen gehören. Auch von diesen Gewächsen scheinen schon Verwandte im Rät und später existiert zu haben (Stachyotaxus, Palissya u. a.).

Spricht sich in der Fülle der genannten deutlich die Vorherrschaft der Gymnospermenfamilie aus, so wird das nur noch bestätigt durch die große Zahl der eigentlichen Koniferen, die in diesen Perioden im Pflanzenkleid der Erde vertreten waren. Obwohl wir schon in der Rotliegendflora nahe Verwandte der Araukarieen in den Walchien kennen gelernt hatten (vielleicht gehören auch die Albertien im Buntsandstein dahin), fehlt selbst bei den rätischen Koniferen noch durchaus der schlagende Nachweis, daß Angehörige der Araukarienfamilie im heutigen Sinne vertreten waren, solche sind vielmehr erst vom mittleren Jura an nachgewiesen. Gleichwohl reicht, wie die Walchien zeigen, die Wurzel dieser Familie viel weiter zurück als selbst die der Taxodieen, als deren älteste Vertreter oder Verwandte wir die Voltzien kennen gelernt hatten, von denen auch noch eine Art im Keuper vorkommt. Auch im Rät sind Verwandte dieser Familie zu

spüren, wie z. B. die eigentümliche Cheirolepis, Glyptolepis, Swedenborgia usw.

Mit vielen dieser Koniferen ist nur dann etwas Näheres anzufangen, wenn man Zapfenreste oder Zapfenschuppen hat, die Aufschlüsse über die Verwandtschaft geben; mit den am häufigsten vorkommenden Laubzweigen ist meist nicht viel zu machen, da sie an sich sowohl zu Taxodieen, zu Araukarieen und zu noch anderen Familien gerechnet werden können; man kann mit Schlüssen auf Grund solcher Reste nicht vorsichtig genug sein.

Der Koniferenwald, der im Hintergrunde unserer Rätlandschaft sichtbar ist, lehnt sich an den Habitus der lebenden chilenischen Araukarie (Araucaria imbricata) an, und einen ähnlichen Habitus werden ja rätische und überhaupt fossile Koniferen aus dieser und anderen Familien wohl gehabt haben. Daß es zum Teil große Bäume oder auch Sträucher waren, ist sicher, wie mächtige, verkieselte Stämme beweisen. Sie weisen fast sämtlich, wie die paläozoischen, den Bau des Araukarieenholzes von heute auf, doch ist keineswegs gesagt, daß es alles Araukarieen waren, vielmehr gehört ein Teil dieser Stämme zu ganz anderen Familien, die wir zum Teil schon genannt haben.

Interessant ist, daß die ersten Angehörigen der heute dominierenden Koniferenfamilie, der Abietineen, zu denen Kiefer, Fichte, Lärche usw. gehören, in dieser Periode, im Rät, sich zu zeigen beginnen, wenigstens ist dies sehr wahrscheinlich. Zwar die Gattung Schizolepis (d. h. Spaltschuppe) mit abietineenähnlichen Zapfenschuppen und, ähnlich wie bei der Lärche, Zeder, Kiefer, in Kurztrieben stehenden Nadeln ist in der systematischen Stellung sehr zweifelhaft, dagegen spricht für das Vorhandensein dieser Familie, daß sich im schwedischen Rät Reste von Pinus-ähnlichen Nadeln, Samen und Pollen finden (diese sehr charakteristisch durch zwei Luftsäcke). Im ganzen pflanzlichen Mesozoikum sind sie meist noch sehr spärlich vertreten und spielen nach neueren Untersuchungen nur im äußersten Norden schon gegen Ende der Juraformation mit relativ modernen Typen eine hervorragende Rolle in der Vegetation, wie in Spitzbergen, König-Karls-Land, Franz-Josefs-Land u. a. Von hier kamen diese für die Nordhemisphäre heute so bezeichnenden Bäume nach allen Seiten ausstrahlend in südliche Breiten hinunter, ohne jemals den Äquator zu erreichen oder gar zu überschreiten.

Wir haben damit in großen Zügen ein Bild von der im Rät-Lias vertretenen Flora erhalten und zugleich einen prinzipiellen Einblick in die mesozoische Flora überhaupt. Bis zum Wealden bietet die Pflanzenwelt, mögen auch viele neue Arten auftreten, andere aussterben, generell das gleiche Bild: Vorherrschen der Gymnospermen, daneben mehr oder weniger zahlreiche Pteridophyten, völliges Fehlen der Angiospermen, der heute herrschenden Pflanzen. Zwar treten z. B. im englischen Jura, in der ostasiatischen Trias, Reste auf, die in manchem an Dikotylenblätter erinnern, doch sind es offenbar Farnblätter von ähnlicher Aderung wie die der erwähnten Diktyophyllen und die doppelmaschig-geaderten Farne überhaupt; unter diesen Resten ist der angeblich aus Triasschichten stammende Gigantopteris nicotianaefolia der merkwürdigste. Lassen wir den weiteren Gang der Entwicklung der Pflanzenwelt im Mesozoikum an unseren Augen vorüberziehen.

Im Lias selbst, dem unmittelbar auf die Rätschichten folgenden untersten Jura, ist eine nennenswerte Veränderung im Pflanzenkleide der Erde nicht zu bemerken. Die Liasschichten sind viel seltener pflanzenführend entwickelt als die Rätschichten;

dies ist z. B. in Süd-Ungarn der Fall, z. T. in England, und oft ist man in nicht geringer Verlegenheit, wenn die Aufgabe an einen herantritt, auf Grund der Flora zu bestimmen, ob man schon Lias oder noch Rätschichten vor sich hat; vielfach ist dies eine einfache Unmöglichkeit. Die gleichen Pteridophyten wie im Rät, die Diktyophyllen, Cladophlebis-Arten usw., Equisetiten und Neokalamiten, von den Gymnospermen die Nilssonien, Pterophyllen usw., Baieren, Koniferen mancherlei Art, die uns von der Rätflora geläufig sind, begegnen uns wieder.

Etwas andere Verhältnisse treten erst wieder im mittleren oder braunen Jura (Dogger) ein. An vielen Stellen der Erde — bei uns in Deutschland selten — enthalten die Schichten dieser Periode zahlreiche und zum Teil sehr gut erhaltene Pflanzenreste, wie z. B. in England (Küste von Yorkshire), Sibirien und Asien überhaupt; selbst aus der Antarktis sind solche bekannt (Louis-Philippsland 65° südl. Breite). Wollen wir diese eigentliche Juraflora kurz charakterisieren, so können wir dies dadurch, daß wir sie den Höhepunkt der Entwicklung der Ginkgo-artigen Bäume nennen. Hier ist es nicht nur mehr die Gattung Baiera, sondern Blätter von geringerer Größe und minder starker Zerschlitzung, die man wohl zweifellos mit Recht direkt als Ginkgo bezeichnet, treten hier in Menge und in verschiedenen Arten auf, wie Ginkgo digitata u. a. (Abb. 67). Im übrigen begegnen wir auch hier noch vielen der uns schon bekannten Typen, den Thinnfeldien, Cladophlebis, Diktyophyllen, Nilssonien, Podozamiten usw.; manche Typen aus der unteren Juraflora sind dagegen ausgestorben, wie z. B. Thaumatopteris, wogegen andere neu auftreten, wie z. B. stellenweise häufig Coniopteris hymenophylloïdes, ein anscheinend mit der rezenten Thyrsopteris (heute nur noch in einer Art auf der Insel Juan Fernandez vorkommend; hierhin gehörende fossile Farne im Mesozoikum verbreitet!) verwandter Farn, ferner Equisetiten, die wie z. B. E. columnaris an der Küste von Yorkshire aufrechtstehend in einem fossilen Wurzelboden erhalten sind, also so, wie sie in dem ehemaligen Sandboden gewachsen sind (autochthon), wo sie ein Equisetiten-Röhricht gebildet haben müssen. Diese Equisetiten waren wie viele andere jetzige und fossile unverzweigt und bloß mit Scheidenblättern versehen (im Gegensatz zu den Kalamiten und Neokalamiten) und waren augenscheinlich ziemlich große, bis armdicke Gewächse. Nicht selten finden sich auch die sogenannten Williamsonien, zu den Zykadophyten gehörig, sternförmige Blüten, die an der Spitze der Blätter mit Pollensäcken besetzt waren, bei den weiblichen im Innern das Bennettites-ähnliche — sie sind Angehörige dieser Gruppe — weibliche Organ (Taf. Bennettitazeen, Fig. 3). Vorfahren dieser Gewächse, die noch im Wealden vorkommen, haben wir in den Wielandiellen (Anomozamites) des Räts kennen gelernt; ähnlicher den Williamsonien ist der ebenfalls schon im Rät auftretende Cycadocephalus des schwedischen und die Weltrichia des deutschen Räts.

An Koniferen ist besonders zu erwähnen, daß wir aus dem braunen Jura sichere Angehörige nicht nur der Araukariensfamilie, sondern sogar der Gattung Araucaria selbst kennen (Araucaria chinensis aus China); bei der Araukarienähnlichkeit der Walchien im Rotliegenden sollte man das Auftreten dieser Familie in den dazwischen liegenden Formationen schon erwarten, doch ist der Nachweis bisher nicht erbracht, wie wir schon vorhin bemerkten.

Aus der obersten Etage des Juras, dem weißen Jura oder Malm, sind uns eben-

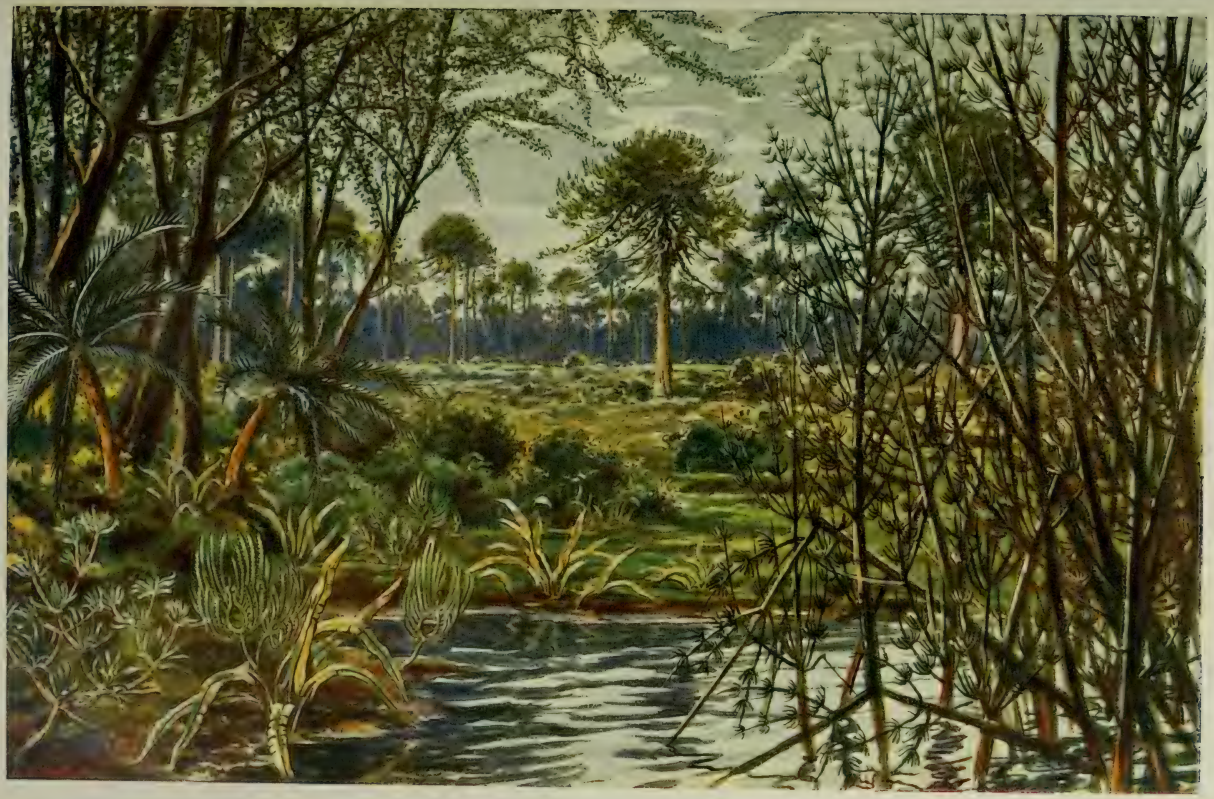
falls Pflanzenreste erhalten, allerdings sehr viel spärlicher als im braunen Jura; solche finden sich in Deutschland z. B. im Solenhofener Kalk und im Kimmeridge der Gegend von Hildesheim und an anderen Orten. Heben wir einige besonders charakteristische Gewächse dieser Periode kurz hervor, so können wir hier besonders Zamites Feneonis, zu den Zykadophyten gehörig, nennen, der ziemlich weit verbreitet und nicht selten, offenbar ein Charaktergewächs dieser Periode ist. An Koniferen treten durch besondere Häufigkeit die in ihrer systematischen Stellung nicht sicheren Brachyphyllen, wie schon der Name sagt (βραχύς kurz, φύλλον Blatt) mit kurz-schuppenförmigen Blättern hervor, vielleicht teilweise zu den Araukarien gehörig; besonders sind es die als Echinostrobus Sternbergi aus dem Solenhofener Kalk bekannten Koniferenreste, die an die in einigen Arten in Tasmanien noch lebend vorkommende Arthotaxis erinnern (daher auch Arthotaxites genannt), die ihrerseits wie so manche Koniferen dieser Insel und des australischen Florengebiets überhaupt zu den Fremdlingen in der heutigen Flora gehört.

Einer besonderen Erwähnung bedarf die Flora des oberen Juras* im höchsten Norden, die uns besonders durch die Untersuchungen A. G. Nathorsts bekannt geworden ist, die neuerdings durch anatomische Untersuchungen der fossilen Holzreste von dort seitens des Verfassers in glänzender Weise Ergänzung und Bestätigung gefunden haben. Wir finden nämlich hier die Flora an Arten z. B. sogar im Verhältnis zu der des mittleren Juras an dengleichen Stellen und besonders an weiter südlich gelegenen Punkten auffällig arm. Die hier in Betracht kommenden Lokalitäten liegen auf Spitzbergen (ca. 78° n. Br.), auf König-Karls-Land (desgl.), Franz-Josefs-Land (80° n. Br.) und der Insel Kotelny (Neu-Sibirien). Die Zykadophyten sind hier so gut wie gar nicht vorhanden, Araukarieen scheinen auch zu fehlen, die, wie wir schon mehrfach hervorhoben, mindestens im mittleren Jura sonst schon vertreten waren. Statt dessen finden wir sowohl in Abdrücken wie in Holzresten eine uns sehr geläufige und charakteristische Koniferengruppe in großer Menge vertreten, vielleicht als herrschende Koniferen, die Abietineen, zwar nicht die lebenden Genera, aber doch Gattungen, die, wie die Holzreste, Nadeln, Samen (auch Pollen) usw. beweisen, ganz ohne Frage zu dieser Familie gehören. Durch alle diese Verhältnisse tritt diese Juraflora in einen außerordentlichen Gegensatz zu der gleichzeitigen südlicher — und zwar zum Teil gar nicht viel südlicherer — Breiten**; dieser Gegensatz wird noch durch etwas anderes verstärkt, nämlich durch die starke Ausprägung der Jahresringe bei diesen Bäumen, worauf wir bei den allgemeinen Betrachtungen über das Mesozoikum der Pflanzenwelt zurückkommen werden.

Bevor wir auf die Pflanzenwelt des nun folgenden Wealden, der letzten Etappe des Pflanzenmesozoikums, einen Blick werfen, müssen wir noch etwas zurückgreifen und der niedersten Pflanzenwelt, soweit sie aus dem Mesozoikum überliefert ist, einige Betrachtungen widmen. Die große Fülle kalkabsondernder Siphoneen (Dasykladazeen) in der oberen alpinen Trias hatten wir schon erwähnt (S. 70); auch sonst sind aus dem Jura und Mesozoikum Algenreste bekannt geworden, allerdings meist sehr problematischer Natur, die zum Teil wohl Objekte gar nicht pflanzlicher Herkunft sind.

* Neuerdings werden die Schichten in die unterste Kreide gestellt.

** Schon eine grönländische Braunjuraflora von 70° n. Br. steht in sehr scharfem Gegensatz dazu und schließt sich ganz den englischen u. a. Jurafloren an.



Vegetationslandschaft aus der rhätischen Periode des Mesozoikums (speziell auf die Flora Schonens bezogen). Links Ginkgobäume, darunter 2 Zykadeen (Palmfarne), ganz unten links eine Bennettitee *(Wielandiella* oder *Anomozamites)*, rechts daneben lyraartige Diktyophyllen und *Taeniopteris*, mit bandförmigen Blättern, beides Farne. Rechts Röhricht aus schachtelhalmartigen Gewächsen *(Schizoneura, Neocalamites)*, im Hintergrund lichter Koniferenwald vom Charakter der Araukarienwälder von heute.

(Nach einem Originalaquarell von H. Wolff-Maage.)

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Auf solche hatten wir S. 16 aufmerksam gemacht; im oberen Lias, im sogenannten Posidonienschiefer, der Ablagerung eines seichten Meeres, der durch seine Saurier- und überhaupt Fossilreste weltbekannt ist, hat man mikroskopisch kleine Algen gefunden, die die ersten Angehörigen der Kieselalgen, der zierlichen Diatomeen sind (Pyxidicula). Noch eine andere Algengruppe, die zierlichen Armleuchtergewächse (Charazeen), die kalkhaltiges Wasser bewohnen und meist selbst Kalk zu ihrem Körperaufbau in Menge verbrauchen, scheinen schon vorhanden gewesen zu sein, vielleicht schon in der Trias. Daß einige Forscher die ersten Wurzeln dieser Gewächse bis ins Devon hinunterverlegen, hatten wir schon gesehen; häufiger werden die Reste, fast stets nur ca. $^1/_2$—$1^1/_2$ mm große „Früchtchen" (Oogonien) mit den sehr charakteristischen Spiralen, erst im Tertiär; als Kalkpflanzen treten sie nur in Kalk- oder kalkhaltigen Gesteinen auf und haben auch ihrerseits — wie noch heute — Anteil an der Bildung dieser Kalkablagerungen gehabt.

Die letzte Etappe des Mittelalters der Pflanzenwelt, die in die Zeit des gewaltigen Iguanodons fällt, ist nun noch zu betrachten. Bei uns in Europa und an den meisten anderen Stellen der Welt ist ein irgendwie prinzipieller Gegensatz gegen die früheren mesozoischen Floren nicht zu bemerken. Es treten uns zwar andere Pflanzenarten entgegen, die zum Teil für diese Wealdenperiode, die die Übergangsschichten von der Jura zur Kreideformation bildet, sehr charakteristisch sind, doch handelt es sich wiederum ausschließlich wie vorher um Pteridophyten — farnhafte Gewächse, darunter auch Schachtelhalme und Gymnospermen mancherlei Art, Zykadophyten (auch Bennettiteen) und Koniferen. Und dennoch scheint in diese Zeit das Morgenrot der pflanzlichen Neuzeit, der Herrschaft der Angiospermen, bereits hineingeleuchtet zu haben, jedoch nur an gewissen Punkten, wo in den Potomakschichten, die man als unseren Wealdenschichten gleichalterig ansieht, sich bereits zahlreiche Reste dieser höchstorganisierten Gewächse finden, die bei uns und sonst auf der Erde erst in der oberen Kreide, den sogenannten Cenomanschichten, hier aber gleich in beträchtlicher Menge, auftreten. Wir kommen auf diese Verhältnisse noch zurück.

Zur Wealdenzeit — der Name bedeutet Wälderton, weil sich in diesen Schichten in England untergegangene Wälder (Baumstümpfe) befinden — war ein großer Teil Deutschlands vom Meere bedeckt, in gewissen Teilen Nordwestdeutschlands (Bückeburger Gegend, am Deister) bespülte ein seichtes Meer mit brackischer Tierwelt einen Festlandsstrand, auf dem die Wealdenflora es sogar zur Bildung von Mooren, kleinen Steinkohlenflözen brachte, auf denen heute noch ein nicht unbedeutender Bergbau umgeht; von hier stammen auch unsere deutschen Wealdenpflanzenreste. Andere Fundpunkte sind über die ganze Welt verteilt, von Ostasien (Japan) über Rußland, Belgien, England, Nordamerika und sogar über Peru in Südamerika. Überall ist die Flora so ziemlich dieselbe und viel gleichmäßiger verteilt als im Karbon; ähnlich war es auch mit der Juravegetation, wie wir hier hinzufügen können (vgl. hinten S. 85). Werfen wir einen Blick auf einige Gewächse dieser Periode! Es fällt bei der Wealdenflora im allgemeinen auf, daß sie manche Pflanzen enthält, die — sonst im Mesozoikum häufig und zahlreich vertreten — hier zum Teil spärlicher und gewissermaßen auf den Aussterbeetat gesetzt erscheinen, wie ja überhaupt die Wealdenflora den Ausklang der mesozoischen Pflanzenwelt bildet. Am auffallendsten ist dies bei den doppel-

OCT 1 - 1912

maschig geaderten Farnen, die, noch im mittleren Jura in Menge vorhanden, hier in einer kümmerlichen, kleinen Art (Dictyophyllum Roemeri) ihr Dasein ruhmlos beschließen. Die zahlreichen Cladophlebis-Reste (S. 72) sind auf ein Minimum zusammengeschmolzen. Von den Zykadophyten finden sich die früher so häufigen Pterophyllumblätter nur noch sehr dürftig und beschließen ihr Dasein mit der Wealdenzeit ebenfalls endgültig. Bennettiteenreste sind zwar sehr zahlreich zu finden, sterben aber mit der Wealden-Neokomzeit ebenfalls aus; über sie werden wir noch einiges hören müssen.

Unter den Farnen ist sehr charakteristisch eine im Aufbau und in den Sporangienhäufchen sehr an die Matonia pectinata von Malacca erinnernde Pflanze: Matonidium Göpperti (ähnl. Abb. 68 von Laccopteris) und eine feinlaubige Sphenopteris. An Zykadophyten fallen sonst Zamites-Arten und besonders eine kleine Nilssonia auf (S. 75), N. Schaumburgensis. An Koniferen findet sich besonders das vielleicht zu Taxodieen gehörige Sphenolepidium mit kurz nadelförmigen Blättern und zierlichen Zäpfchen; bemerkenswert ist, daß neuerdings in Frankreich ein Zapfen gefunden worden ist, der zur Gattung Sequoia gehört, deren berühmteste Art die heute noch in Nordamerika wachsenden Mammutbäume sind. Zahlreich sind schließlich im englischen Wealden Reste der Abietineenfamilie, unter denen die Zeder (Cedrus) durch Zapfen vertreten ist, ferner kiefernartige Koniferen, deren Nadeln in Büscheln zusammen an Kurztrieben stehen. Bei uns und in Nordamerika sind indes Abietineen nicht sicher nachgewiesen. In dem sonderbaren Spirangium Jugleri haben wir schließlich ein bisher ungeklärtes Problematikum aus dieser Formation (Abb. 69).

Abb. 68.
Laccopteris-Farn, aus dem Rät-Lias von Franken, junges und älteres Exemplar, mit Matonia verwandt. (Nach Schenk.)

In den Neokomschichten, die ungefähr gleichalterig mit den Wealdenschichten sind, finden sich ebenfalls stellenweise Pflanzenreste, die aber nur zum Teil in der Wältertonflora wieder vorkommen, wie z. B. Matonidium. Für die Neokomsandsteine ist sehr charakteristisch die vielleicht als Stranddünenpflanze aufzufassende, starre, dickblättrige Weichselia reticulata (W. Ludovicae); sie ist einer Pecopteris ähnlich, hat aber, wie schon der Name (reticulata = netzig) sagt, Maschenaderung.

Einige Worte müssen wir noch den Bennettiteen dieser Periode widmen, da sie, wie wir schon S. 76 sahen, für die Entwicklung der Pflanzenwelt überhaupt so be-

deutungsvoll sind, und besonders, da in jüngerer Zeit Wieland in Nord-Amerika ein prachtvolles Material mit glänzenden Resultaten untersucht hat. Wir können uns hier damit begnügen, einige Rekonstruktionen der als Cycadeoïdea benannten Reste abzubilden und zu erläutern (Taf. Bennettitazeen, Fig. 4).

Fig. 2 dieser Tafel zeigt uns einen rekonstruierten Längsschnitt durch einen Bennettites; innerhalb eines Schopfes von Hochblättern sehen wir eine der als Bennettites bekannten weiblichen Früchte sitzen; wir sehen auch die oben schon erwähnten, vorn keulig verdickten „Hochblätter", die die Samen mit je einem zweikeimblättrigen Embryo einschließen. Bei dieser Pflanze sind die Blüten eingeschlechtig, da männliche Organe an der Blüte nicht zu beobachten sind. Daß es jedoch auch zweigeschlechtige Blüten bei den Bennettiteen gibt, hatten wir schon bei der Rätflora gesehen. Ein weiteres, zugleich sehr eigenartiges Beispiel bietet Cycadeoïdea dacotensis (Taf. Benn., Fig. 4), bei der das bennettitesartige weibliche Organ eingehüllt wird von in der Jugend nach Art der Zykadeen- (und Farn-) wedel eingerollten Staubblättern, die aus farnähnlich gefiederten kleinen Wedeln bestehen, die zahlreiche Pollensäcke tragen. Trotz der Verschiedenheiten im einzelnen ist die prinzipielle Übereinstimmung mit den andern Bennettiteen und die vergleichsweise ziemlich große Analogie mit manchen dikotylen Blüten (s. S. 76) auch hier nicht zu verkennen. Schon diese wenigen Beispiele lehren uns, daß die Verschiedenheiten im Blütenbau bei den Bennettiteen ziemlich groß waren*, so daß Nathorst von den Bennettiteen sagen konnte, es „kamen unter ihnen wahrscheinlich beinahe ebenso viele Verschiedenheiten im Blütenbau vor wie z. B. unter den Vertretern einer der großen Angiospermenreihen der Jetztzeit."

Abb. 69.
Spirangium Jugleri, Wealden.
(Nach Schimper.)

Ähnlich wie bei uns und wie hier beschrieben, ist die Wealdenflora oder, allgemeiner, die Flora der unteren Kreide überall beschaffen. In Nordamerika indessen treten angeblich in diesen Schichten — dort Potomakschichten genannt —, wie wir schon oben erwähnten, bereits dikotyle Blätter auf; gesetzt den Fall, daß das Alter dieser Schichten richtig angesetzt ist, würde also in dieser Periode dort bereits die Neuzeit der Pflanzenwelt beginnen. Auf diese ältesten Dikotyledonen werden wir im letzten Abschnitt zurückkommen. Hier bemerken wir nur, daß die Potomakschichten nach bis-

* Die Cycadeoïdea-Blüten sitzen auch nicht so wie bei Wielandiella beschrieben, sondern an einem unseren Zykadeen ähnlichen, mit den Blattfüßen der abgefallenen Blätter bedeckten Stamm in regelmäßiger Verteilung zwischen die Blattfüße eingesenkt, also zugleich wieder ganz anders als bei unseren Zykadeen.

heriger Ansicht ein eigentümliches Florengemisch mesozoischen und känozoischen Charakters infolge der vielen Farne und besonders Gymnospermen enthalten; unter den Koniferen fallen besonders die als Nageiopsis bezeichneten Reste auf (Abb. 70), die als Seltenheit auch im englischen Wealden gefunden worden sind; man betrachtet sie als verwandt mit einer eigentümlichen Taxazeengattung, den durch ihre breiten Blätteroft gar nicht koniferenähnlich aussehenden Podokarpen, die heute nur auf der Südhemisphäre und in Japan vorkommen. Nach einer Untergruppe dieser Bäume (Nageia) ist der Name gewählt. Diese „gemischte" Pflanzengesellschaft der Potomakschichten entspräche recht wohl der Vorstellung, die man sich von der Flora, in der die Dikotyledonen erstmalig eine Rolle spielten, machen kann. Bei uns, wo sie erst viel später (im Cenoman) auftreten, spielen sie gleich von vornherein die führende Rolle unter den Gewächsen; in der Potomakflora erscheinen sie den Gymnospermen und Pteridophyten noch fast untergeordnet; man fühlt gewissermaßen beim Betrachten dieser Flora den Kampf der einstigen Herrscher mit den künftigen, der die Neuzeit der Pflanzenwelt, die nun mit Gewalt näher rückt, vorbereitet.

Rückblick auf die mesozoische Flora.

Im Paläozoikum hatte sich die Flora der Erde mit dem Ende des Karbons in zwei große Florengebiete gespalten, in die Karbonflora, die wesentlich der Nordhemisphäre eigentümlich ist, und in die Glossopteris-Flora, die wir hauptsächlich auf der Südhemisphäre (und Indien) vorfinden. Es war dies das erstemal, daß Süd- und Nordhemisphäre in floristischen Gegensatz traten. Mit dem Ende der Trias beginnen sich diese Unterschiede allgemach wieder auszulöschen; im unteren Teil der Trias, etwa dem mittleren Gondwana-System Indiens entsprechend, ist der Gegensatz gegen unsere heimische Flora noch sehr stark, indem hier außer den Glossopteriden selbst noch eine Reihe eigentümlicher und bei uns entweder fehlender oder aber doch nur untergeordnet vertretener Pflanzentypen häufig sind. Unter diesen nennen wir besonders das Sphenophyllum speciosum (Trizygia speciosa), von dem wir schon S. 52 gesprochen hatten. Es wuchs wohl zu einer Zeit dort, als bei uns längst der letzte Angehörige dieser so charakteristischen Pflanzengruppe verschwunden war, die ja bei uns mit dem Rotliegenden, also mit dem Ende des Pflanzenpaläozoikums, definitiv verschwindet. Charakteristisch für diese Flora sind weiterhin Schizoneura- (Neocalamites-) Reste, dann die ebenfalls schon erwähnten (S. 54) annulariaähnlich beblätterten Phyllotheca-Schachtelhalmgewächse und anderes mehr.

Betrachten wir dagegen die Flora dieser Gebiete zur oberen Gondwanazeit, so mutet uns diese trotz mancher Abweichungen weit bekannter an und erinnert in vieler Beziehung an unsere rätische Flora, mit der sie sogar eine größere Anzahl Arten gemeinsam hat. Wir treffen da Cladophlebis-Arten, zahlreiche Zykadophytenblätter, unter ihnen auch den eigenartigen, netzig-aderigen Dictyozamites (S. 75), Koniferen vom Brachyphyllum-Typus, auch Voltzia-ähnliche u. a. mehr. Auch durch das Fehlen der nunmehr verschwundenen, unserer Triasflora ja gänzlich fremden Glossopteriden, des Sphenophyllum speciosum und anderer Charakterpflanzen der Glossopteris-Flora macht die obere Gondwanaflora einen heimatlicheren Eindruck. Indessen bestehen auch hier noch einige sehr fühlbare Verschiedenheiten, die sich z. T. über das ganze Mesozoikum bemerkbar machen. Unter den Farnen fehlen z. B.

die so charakteristischen Diktyophyllen in der sonst so reichen Flora von Indien; auch an dem südlichsten Fundpunkt einer Juraflora, Louis Philippsland (64° südl. Breite), ist es ebenso. Äußerst auffällig ist das Fehlen der Ginkgo-Bäume in Indien, an deren Stelle dort die allerdings auch zu den Ginkgoales gerechnete permokarbonische Rhidiopsis tritt, die einen Typus für sich darstellt; im unteren Teil (Perm) der Glossopterisflora sind die cordaitenähnlichen Nöggerathiopsis-Reste charakteristisch.

Bis auf solche zwar recht fühlbare floristischen Differenzen, von denen wir hier einige Beispiele gaben, weist die Rätflora des Gondwanalandes und der Nordhemisphäre prinzipiell viele verwandte Züge auf; noch weit größer wird die Übereinstimmung im mittleren Jura, nur daß in bezug auf die Ginkgophyten und Matoniazeen (Dictyophyllum) die Abweichungen bleiben. Von der bereits genannten Juraflora vom Grahamland sagt Nathorst: Die Zusammensetzung der Flora ist derartig, daß sie ebensogut von irgend einer europäischen Lokalität stammen könnte. Auch die Wealdenflora scheint sich sehr übereinstimmend an den meisten Stellen der Erde ausgebildet zu haben, da wir sie in analoger Zusammensetzung aus Nordamerika, an vielen Stellen Mitteleuropas, aus Rußland, Japan und sogar aus Peru kennen. Jedenfalls ist die Einheitlichkeit in der Pflanzendecke im mittleren Jura wohl die größte, die (von dem älteren Paläozoikum bis zum Kulm abgesehen, worüber wir zu wenig wissen) jemals die Pflanzenwelt der Erde besessen hat, ist jedenfalls aber größer als die so viel hervorgehobene Einheitlichkeit der Karbonflora, wo gegen Ende des Karbons die Floren der Süd- und Nordhemisphäre völlig auseinandergehen.

Über die Abietineen und ihre Vorgeschichte, über ihr zahlreiches Auftreten am Ende der Juraformation im höchsten Norden und über die Charaktere dieser hochnordischen Jurafloren überhaupt hatten wir bereits S. 80 gesprochen. Die große Zahl der Abietineen, die heute die gemäßigten Zonen der Nordhemisphäre charakterisieren, die Dürftigkeit der Zykadophyten, das anscheinende Fehlen von Araukarieen, kurz die ganzen Verhältnisse dieser Floren lassen vermuten, daß die veränderte Zusammensetzung der damaligen Flora des höchsten Nordens mit einer Abkühlung des Klimas zusammenhängt. Wir kommen damit auf die klimatischen Fragen im Mesozoikum zu sprechen. Neumayr hatte die Theorie aufgestellt, daß seit der Juraformation auf der Erde sich klimatische Zonen herausgebildet hätten, und dies auf Grund der Meerestierwelt zu begründen versucht. Die Pflanzen als Festlandsbewohner müssen dies natürlich erst recht fühlen lassen. Das ist auch der Fall. Bei der paläozoischen Flora hatten wir hervorgehoben, daß die Kalamiten, Cordaiten und andere Holzkörper besitzende Gewächse keinerlei Zuwachszonen („Jahresringe") zeigen, und so bleibt es auch ungefähr bis zur Juraformation. Hier beginnen sich (schon im Lias) mit wachsender Regelmäßigkeit (schon im mittleren Jura bei uns so gut wie stets!) periodische Zuwachszonenabsätze zu zeigen, was wir nach Analogie der heutigen Verhältnisse mit periodischem Klimawechsel in Zusammenhang bringen müssen. Zwar kann dieser zunächst nicht so einschneidend gewesen sein, daß stärkere Veränderungen in der Pflanzendecke Platz griffen. In den Tropen zeigen, wie dies vorauszusetzen und auch heute im Prinzip der Fall ist, die Koniferen keine Zuwachszonen, weder im Jura noch in der Kreide noch später. In weiterer Übereinstimmung mit diesen Verhältnissen steht nun die Tatsache, daß die Holzstämme des oberen Juras bzw. der untersten Kreide der Arktis, die oben schon

genannt wurden, weit stärker abgesetzte Zuwachszonen zeigen als die der gleichalterigen südlicheren Breiten; alles dies führt uns vor Augen, daß eine klimatische Differenzierung auf der Erdoberfläche mit der Juraformation sich auch in der Pflanzenwelt zu zeigen beginnt, und ferner, daß diese im höchsten Norden gegen Ende der Jurazeit stärker fühlbar wird, so daß ein Teil der Gewächse, die sonst für diese Schichten charakteristisch sind, nach Süden abwanderte und an ihre Stelle zum Teil die moderner anmutenden Abietineen traten. Seit dieser Zeit ist diese Gruppe von Koniferen südwärts gewandert; im Wealden sieht man in England bereits zahlreicher ihre Spuren; in der oberen Kreide sind sie bereits bis nach Mitteleuropa weitergewandert (Böhmen, Mähren, Mitteldeutschland, Belgien) und scheinen im Tertiär ungefähr ihre heutige Ausbreitung in Europa erreicht zu haben, da sie von da ab auch in den Mittelmeerländern sich zeigen (Euböa, Marseille).

Ein Teil der mesozoischen Blätter (Farne, Zykadophyten u. a.) hinterlassen oft ziemlich dicke Kohlenreste*, woraus man auf ziemlich beträchtliche Blattsubstanz und eine dicklederige Beschaffenheit mancher Blätter schließen kann und auch geschlossen hat. Man hat dies auch mit einem vielleicht trockenen, steppenartigen Klima in Verbindung gebracht, wie dies ja manche Forscher für die Kontinente des Mesozoikums tun. Indes muß man mit solchen Schlüssen sehr vorsichtig sein, wenn man nicht weitere Anhalte hat, wie z. B. bei einem von Nathorst bekannt gemachten Fall (Pseudocycas aus der Kreide Grönlands), wo er nachweisen konnte, daß die Blattatmungsöffnungen, die sogenannten Spaltöffnungen des Blattes, in einer Blattfurche eingesenkt lagen, wie wir dies bei heutigen Xerophyten (Aloë z. B.) auch haben, — oder, wenn wie bei der genannten Weichselia (S. 82) das stete Vorkommen in gewissen Sandsteinen den Verdacht erweckt, daß man es mit einer Stranddünenpflanze zu tun hat; hier aber kann wiederum der Salzgehalt des Bodens die Ursache des xerophytischen Habitus sein, den wir bei so vielen Dünenpflanzen finden, die in ständig feuchter Seeluft leben. Andererseits haben wir zwar oft lederige Blätter an xerophytischen Gewächsen, wie den Lorbeerbäumen, Eukalyptus-Bäumen, aber solche treten auch an vielen ozeanisches Klima liebenden und sogar den Schatten suchenden Gewächsen auf wie beim Efeu, der Stechpalme, der Glockenheide (Erica tetralix) usw. Für die rätische Periode hatten wir überdies schon hervorgehoben, daß sie — auch im Lias stellenweise — für Ostasien eine Zeit gewaltiger Moorbildung ist, eine Steinkohlenzeit, die vielleicht der karbonischen nicht ebenbürtig ist, aber doch ebenfalls dort mächtige und zahlreiche Kohlenlager aufgehäuft hat. Die Moorpflanzen, deren Reste diese Kohlenlager bilden, sind natürlich durchaus keine Xerophyten gewesen, und da sie im ganzen dieselben Pflanzen wie die unseres heimischen Räts gewesen sind, können wir sie auch nicht anders beurteilen; ist es bei uns nicht zu nennenswerten Moorbildungen gekommen, so liegt das eben an den örtlichen Verhältnissen, deren Eigentümlichkeiten wir nicht mehr genügend durchschauen können, oder aber die vorhanden gewesenen Moore sind später wieder zerstört worden.

* Diese kann man oft noch nach vorhergehender Präparation mikroskopisch untersuchen; Abb. 1 zeigt ein solches Präparat von einem Dictyozamiten.

C. Die Neuzeit der Pflanzenwelt.

(Von der unteren Kreide bis heute.)

Wie wir schon aus einigen Bemerkungen sahen, läßt sich der Beginn der Neuzeit des Pflanzenreiches nicht mit größerer Genauigkeit festsetzen, und insbesondere scheint sich in verschiedenen Gegenden der Erde der unendlich große Umschwung, den bei uns der Vergleich der Flora der untersten Kreide (Wealden) mit der der mittleren Kreide (Cenoman) erkennen läßt, verschieden rasch vollzogen zu haben. Denn anscheinend treten die Angiospermen, die Dikotyledonen und Monokotyledonen, die Beherrscher der jetzigen Flora und der Flora der Neuzeit überhaupt, an verschiedenen Punkten der Erde zu verschiedenen Zeiten erstmalig auf. Während bei uns Wealden, Neokom- und Gaultschichten, also die gesamte untere Kreide, auch noch nicht eine Spur dieser Gewächse aufweist (der Gault ist allerdings fast pflanzenleer), treten in Nordamerika, wie wir schon früher hervorhoben, die ersten Dikotyledonen bereits in den Potomakschichten auf, die unserem Neokom gleichgesetzt werden (S. 81), gemischt mit einer anscheinend der Bedeutung nach gleichwertigen, mesozoisch anmutenden Flora; in Grönland besteht in den Urgonschichten (auch als Gault angesprochen) ein ähnliches Verhältnis, und aus Madagaskar wurde ein Lorbeergewächsstamm aus ähnlichen Schichten bekannt gemacht. Hiernach würden die Dikotyledonen sich vielleicht von gewissen Gegenden der Erde, etwa Nordamerika, wo sie zuerst auftraten, weiter verbreitet haben und demgemäß anderswo erst viel später sich zeigen. Bei uns ist das Verhältnis so, daß im Cenoman, wo also *unsere* ältesten Angiospermen auftreten, diese gleich in solcher Menge erscheinen, daß sie die ebenfalls noch ziemlich zahlreichen Gymnospermen zurückdrängen; eine Mischflora wie in den Potomakschichten kennt man in Europa nicht.*

Obwohl also die Potomakflora mit ihrem Gemisch mesozoischen und känozoischen Wesens die große Gegensätzlichkeit, die bei uns die Flora des Wealdens und Cenomans zeigt, etwas mildert, sind trotzdem die Wurzeln, die Anfänge der Dikotyledonen, insbesondere deren etwa einen Übergang zu den Gymnospermen vermittelnde Primärtypen unbekannt. Denn auch die Bennettiteen des Wealdens usw., so interessant deren Analogien mit manchen dikotylen Gruppen zweifellos sind, können nicht wohl als Übergangsglieder, etwa von den Zykadophyten zu den Angiospermen, angesehen werden, dazu haben sie doch noch zu viel zykadophytenhafte Charaktere und nehmen auch eine zu isolierte Stellung ein. Und doch müssen natürlich solche Primär- und Übergangstypen vorhanden gewesen sein; wir kennen sie nur nicht, und sind hier in ähnlicher Verlegenheit wie die Anthropologen bei der Frage nach der Zwischenstufe zwischen Affe und Mensch. Andererseits können wir aus den großen Veränderungen, die die Pflanzenwelt in der Zeit zwischen Wealden und Neokom und dem Cenoman durchgemacht hat, entnehmen, welche ganz gewaltigen, sich jeder Berechnung entziehenden

* Hier sei bemerkt, daß neuerdings Berry den Mischcharakter der Potomakflora in Frage gestellt hat; die mesozoischen Typen entstammen nach ihm einem tieferen Horizont, dem Wealden-Neokom vergleichbar, die Angiospermen einem höheren, unserem Gault vergleichbaren. Die Abweichung gegen unsere heimischen Verhältnisse wäre damit zwar gemildert, aber doch noch nicht aufgehoben, da wir, wie bemerkt, im Gault noch keine Dikotyledonen oder Monokotyledonen bei uns kennen.

Zeiträume auch nur dieser „kleine" Teil der Kreideperiode eingenommen haben muß. Denn während dieser Zeit hat sich die einschneidendste Veränderung in der Pflanzendecke der Erde vollzogen, die jemals stattgehabt hat. Sie ist viel fühlbarer und gewaltiger als die zwischen dem pflanzlichen Paläozoikum und Mesozoikum. Die Ära der seit dem Zechstein die Vorherrschaft an sich reißenden Gymnospermen in Gestalt von Koniferen, Zykadophyten, Ginkgophyten ist viel besser — wenn man so sagen darf — vorbereitet als die der dikotylen Pflanzen, die bei uns wie anderswo allzuplötzlich in die Szenerie der pflanzlichen Entwicklung hineinplatzen. Wo hier des Rätsels Lösung liegt, muß die Zukunft lehren, wir können vorläufig nur das Feststehende mitteilen und auf Grund dessen weiterbauen.

Die Reste von angiospermen fossilen Pflanzen, namentlich dikotylen, sind überaus zahlreich. Erdrückend ist besonders die Fülle der Blattreste, die uns von den känozoischen Floren überliefert sind. Weit geringer an Zahl sind Früchte oder gar Blüten, von denen die letzteren besonders im Bernstein ganz ausgezeichnet erhalten sind (S. 99), oder versteinerte Holzreste, die man mit dem Mikroskop noch auf ihren inneren Bau untersuchen kann. Das Wertvollere von all diesen Resten sind die letztgenannten, die Blüten-, Frucht- und oft die Holzreste, während die Blattreste, so hübsch sie oft äußerlich aussehen und so verführerisch sie zur Bestimmung reizen, leider zum Teil für die Kenntnis der fossilen Dikotyledonen wertlos oder minderwertig sind. Es ist das bei einiger Überlegung für jeden, der einige dikotyle Pflanzen kennt, von selbst einleuchtend; was würde wohl ein Botaniker dazu sagen, wenn man ihm einen Haufen dikotyler Blätter, zum Teil nur in Fetzen, geben würde, um danach die zugehörigen Pflanzen zu bestimmen! Bei einigen ist dies ja ohne Frage leicht, weil sie zu charakteristisch sind, bei andern dagegen, selbst mit Zuhilfenahme anatomischer Untersuchungen, die natürlich an Blattabdrücken unmöglich sind, ist die Untersuchung aussichtslos. Ja, wenn wir nur die heimische Pflanzenwelt mit ihren an Zahl beschränkten Typen in Rücksicht zu ziehen brauchten! Aber bei den Fossilien müssen wir damit rechnen, daß es z. T. ausgestorbene Typen sind, wie die Crednerien der Kreide, die Dewalqueen (S. 92) usw.; ferner befindet sich z. B. unter der tertiären heimischen Flora eine große Menge jetzt weiter südlich verbreiteter, ferner nordamerikanischer und ostasiatischer Florenelemente, die die Schwierigkeiten sehr vermehren. Trotzdem hat man im Laufe der Jahre und durch mühsame Forschung, durch glückliche Funde von Blättern und Früchten viel geklärt, aber ebensoviel bleibt noch dunkel. Die Sucht mancher Untersucher, jeden Blattfetzen zu bestimmen, hat zu vielen Unzuträglichkeiten geführt, von denen wir später noch sprechen werden.

Die Monokotyledonen haben ebenfalls, aber weit weniger zahlreiche Reste hinterlassen als die Dikotyledonen; von den grasähnlichen, zahlreichen Blättern ist noch weniger bestimmbar als von dikotylen Blattresten. Am wichtigsten sind hier die auch in den Blättern unverkennbaren Palmenreste, von denen auch ziemlich viele verkieselte Stämme bekannt sind. Die nahe liegende Frage, ob die Monokotyledonen — die im allgemeinen als einfacher organisiert gelten als die Dikotyledonen — älter sind als diese, ist auf Grund der fossilen Reste schwer zu beantworten, da, hiernach zu urteilen, beide nicht merkbar verschiedenes geologisches Alter zeigen; vielleicht handelt es sich um zwei verschiedene, neben einander her laufende Entwickelungsreihen, deren Wurzeln

und Anschlüsse an die Gymnospermen beiderseits dunkel sind. Für die Dikotyledonen liegt eine weitere Frage allgemeiner Bedeutung nahe; man unterscheidet bei ihnen bekanntlich zwei große Gruppen, die Archiklamydeen (Choripetalae und Apetalae) mit getrennten Blütenblättern und Sympetalen mit verwachsenen Blütenblättern, von denen die letzte die höchstentwickelten Formen enthält, deren Gipfel die Korbblütler (Kompositen) bilden. Soviel die fossilen Reste sehen lassen, sind die Sympetalen die jüngeren; sie scheinen in größerer Menge erst mit dem Tertiär aufgetreten zu sein, während in der Kreide anscheinend Choripetalen das Szepter führten. Indes ist hier noch eine gewisse Reserve vonnöten, da man bei den leidigen Blattresten, um die es sich bei vielen Kreidepflanzen fast ausschließlich handelt, über die Verwandtschaftsverhältnisse oft nur Vermutungen äußern kann; nach allem, was bis jetzt die Forschung ergeben hat, scheint, wie bemerkt, die aus dem rezenten Pflanzensystem abgeleitete Forderung, daß die komplizierteren Sympetalen später auftreten, durch die Fossilfunde bestätigt zu sein.

* * *

Gehen wir jetzt zu den Pflanzenresten selbst über! Bei der übergroßen Fülle der Reste können wir hier natürlich nur eine kleine wichtigere Zahl auswählen, besonders solche, die entweder botanisch oder geologisch ein größeres Interesse bieten oder zu den häufigeren Pflanzenfossilien in gewissen Schichten gehören.

Abb. 70.
Potomakpflanzen. 1 = Nageiopsis, Konifere unklarer Verwandtschaft. 2 = „Sassafras" cretaceum, angeblich der Lorbeerfamilie angehörig. 3 = Menispermites, ein anderes Dikotylenblatt. (Nach Fontaine.)

Die Altersverhältnisse und allgemeinen Eigentümlichkeiten der anscheinend ältesten Dikotylenflora in den Potomakschichten Nord-Amerikas haben wir schon besprochen. Werfen wir einen Blick auf diese Blattreste, die schon in erstaunlicher Formen- und Individuenfülle hier in die Erscheinung treten! Wir müssen leider für diese alten Typen sagen, daß wir über ihre Verwandtschaftsverhältnisse größtenteils im dunkeln sind, und, was da Ficophyllum (Feigenblatt), Araliaephyllum (Aralienblatt), Sapindopsis (nach den Sapindazeen, einer in den wärmeren Erdgegenden verbreiteten Familie) usw. genannt wird, soll nur zum Vergleich rezenter Verwandten anregen. Wenn man sogar mit der Bezeichnung Sassafras cretaceum (= Sassafras der Kreidezeit) von dort Blattreste mit einer noch lebenden Gattung der Lorbeergewächse vereinigt, so sind diese Blätter doch für das Vorhandensein nicht einmal dieser Familie, geschweige

denn der Sassafras-Gattung beweisend. Abb. 70 zeigt einige Potomak-Dikotyledonen-Blätter, unter denen viele auffällig gelappt, manche aber auch sehr einfach sind.

Außerordentlich zahlreich sind die Gymnospermen der Potomakschichten, unter denen Zykadeen, Bennettiteen, Koniferen (Nageiopsis, Abb. 70) verschiedener und noch keineswegs in ihren Verwandtschaftsverhältnissen näher bekannter Gruppen vertreten sind, ferner Farne in beträchtlicher Anzahl u. a.

Wir erwähnten eben die Lorbeerfamilie; obwohl die genannten Reste der Potomakflora keineswegs sicher zu dieser Familie gehören, ist sie zweifellos doch eine der

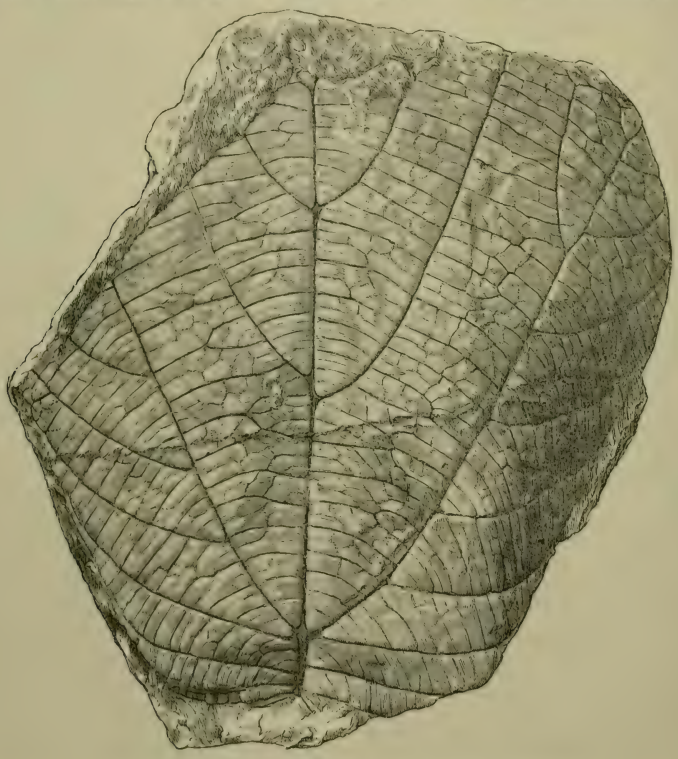


Abb. 71.
Credneria triacuminata. Obere Kreide des Harzes. (Nach Schenk.)

ältesten Dikotyledonen. Soll doch schon im Gault Madagaskars eine zu den Laurineen (Lorbeergewächse) gehöriger Stamm gefunden sein; in ähnlichen Schichten Grönlands (Urgon) haben sich dikotyle Blätter gefunden, die Heer als Pappelblätter angesehen hat. Wir kommen damit zu einer weiteren Gruppe von Bäumen, einer Familie, die ebenfalls sicher zu den ältesten ihrer Art gehört: den Kätzchenträgern (im weitesten Sinne). Im ganzen aber ist — speziell bis jetzt bei uns — der Gault, das

obere Glied der unteren Kreide, so gut wie pflanzenleer, so daß wir über seine Pflanzenwelt an vielen Punkten der Erde nichts aussagen können. Vielleicht vermöchte gerade die Flora dieser Periode wertvolle Aufklärungen als Bindeglied zwischen der klaffenden Lücke unserer Wealden- und Cenomanflora zu geben.

Abb. 72.
Dryophyllum Dewalquei. Eozän von Gelinden (Belgien). (Nach Schenk.)

Wenden wir uns nun zur Flora der oberen Kreide und betrachten wir einige wichtige Typen dieser Flora etwas näher! Es würde zu weit führen, noch eine Trennung in der Schilderung der Flora der einzelnen Schichten der oberen Kreide vorzunehmen; es hätte dies auch wenig Zweck, da das Gesamtbild der Flora bis zum Schluß der Kreidezeit, ja zum Teil noch bis ins unterste Tertiär relativ ähnlich bleibt, jedenfalls besonders frappante Gegensätze nicht aufweist. Von den Dikotyledonen nennen wir zunächst die speziell für die deutsche (und böhmische) Kreideflora bezeichnenden, sehr bekannten Credneriablätter (Abb. 71); so charakteristisch sie dem erscheinen, dem sie häufiger durch die Finger laufen, so wenig wissen wir über ihre Verwandtschaftsverhältnisse. Der eine bringt sie in die Verwandtschaft der Platanen, der andere in die der Urtikazeen und noch anderer Familien; für eine Art dieser Gattung (Credneria subrhomboïdea) aus der Kreide Böhmens, Grönlands und Nordamerikas trifft nach Schenk die Zugehörigkeit zu den Platanen zu, von denen sich auch später im Tertiär zweifellose Reste finden. Bei den anderen Arten tappen wir im dunkeln; die echten Credneria scheinen übrigens auf Europa beschränkt.

Zweifellos in der Kreide vorhanden war eine Gruppe der Polycarpicae, der Vielfrüchtler, zu denen auch unsere Ranunkeln usw. gehören, nämlich die heute bei uns nicht mehr vorkommenden Magnoliazeen; die bei uns als Ziergewächse geschätzten, im Frühjahr blühenden Magnolien sind ja allbekannt. Früchte und Blätter von diesen treten schon im Cenoman (Moletein in Mähren) auf. In die Kreide reicht auch, wenn die Blattreste, wie es scheint, richtig gedeutet sind, eine andere, ebenfalls als Zierpflanze bei uns zuweilen gepflanzte Magnoliazeengattung hinunter, nämlich Liriodendron, der Tulpenbaum, dessen heutige Blätter unverkennbar und mit den dazugehörigen fossilen durch alle Zwischenstufen verbunden sind. Das hohe Alter der Magnoliazeenfamilie hat wieder ein besonderes Interesse im Hinblick auf die Hypothese Halliers, der in den Vielfrüchtlern und speziell in den Magnoliengewächsen die primitivsten Dikotyledonen sieht, worauf wir schon bei den Bennettiteen aufmerksam gemacht hatten; bemerkenswert ist jedenfalls auch in anatomischer Hinsicht, daß sich bei manchen Magnoliazeen eine Holzstruktur findet, die lebhaft an die mancher Gymnospermen erinnert, indem nämlich eigentliche wasserleitende Gefäße dem Holze fehlen wie bei den Koniferen.

Zu den Polycarpicae gehören auch die Seerosengewächse (Nymphäazeen), und von diesen sind ebenfalls schon Vertreter in der Kreideflora vorhanden gewesen. Es sind einige von den wenigen Gewächsen, deren strahladerige Blätter kaum mit anderen vermengt werden können. Charakteristisch sind auch die ebenfalls fossil bekannten Rhizome dieser Gewächse, die allerdings erst aus dem Tertiär bekannt sind.

Abb. 73.
Dewalquea aquisgranensis.
Eozän von Gelinden (Belgien).
(Nach Schenk.)

Zweifellos zu den ältesten Dikotyledonen gehören auch die bereits genannten Kätzchenträger (und Kupuliferen), zu denen viele unserer heimischen Bäume, wie Pappeln, Birken, Eichen, Buchen usw., gehören. Von diesen hatten wir schon die Pappelblätter aus der Kreide von Grönland erwähnt; als besonders charakteristisch für die Kreide (und auch noch für das floristisch sich lückenlos an die Kreide anschließende unterste Tertiär, das Eozän) können die Dryophyllen gelten (δρῦς = Eiche, also Eichenblatt), die man als Vorläufer mancher tropischer Eichen ansieht (Abb. 73), längliche Blätter mit schwach gebuchtetem oder gezähneltem Rande.

Sehr interessant ist der Fund des Blattes eines Brotfruchtbaums (Artocarpus), eines heute in den Tropen verbreiteten Gewächses aus der Familie der Feigen- und Maulbeerbäume, die also ebenfalls sehr alten Datums sein muß; allerdings sind manche z. B. auch in der Potomakflora schon dahin gebrachte Reste sehr zweifelhafter Natur.

Dunkel ist dagegen wieder die Verwandtschaft der recht charakteristischen Dewalquea-Blätter, die sich auch im Eozän finden; wir sind mit diesen in einem ähnlichen Dilemma wie mit den Crednerien. Es sind handförmig zerteilte Blätter (Abb. 73), die man mit den Araliengewächsen (bei uns ist von diesen nur der Efeu heimisch) mit den ebenfalls handförmig geteilten Blättern, der Nieswurz (Helleborus) und noch anderen Gewächsen in Verbindung gebracht hat.

Die Familie der Myrtengewächse (Abb. 74) hat nach Funden in der Böhmischen Kreide, wo sich Blätter und Blütenreste sogar zusammenhängend fanden, ebenfalls sicher schon in der Kreide existiert; solche Zweige gehören zu den für die Paläobotanik günstigen Funden, wie sie leider in nur zu geringer Zahl gemacht werden.

Abb. 74.
Eucalyptus-Zweig
aus der Kreide Böhmens.
(Nach Schenk.)

Verlassen wir mit diesem Überblick die Dikotyledonen und wenden uns zu der anderen großen Gruppe von Angiospermen, den Monokotylen, so ist auch an diesen in der Kreide kein Mangel; wir hatten ja schon früher hervorgehoben, daß sie ungefähr gleichzeitig mit den Dikotylen aufgetreten zu sein scheinen. Besonders bemerkenswert sind hier die ältesten Palmenreste, von denen sich unzweideutige Blätter in der Kreide Böhmens, Österreichs und Schlesiens finden; auch die durch die zerstreuten Leitbündel im Quer-

schnitt so charakteristischen Palmenstämme treten bereits in der oberen Kreide (Turon und Senon) auf. Wir fügen hier hinzu, daß in der Potomakflora Monokotylen bisher zu fehlen schienen, wonach es zwar nicht ausgeschlossen schien, daß diese später aufgetreten seien als die Dikotyledonen, doch sind solche vor ganz kurzem durch Berry ebenfalls bekannt geworden. Wenn Schenk in seiner berühmten Paläophytologie sagt, daß erst in der Tertiärzeit sichere Belege für die Existenz der Monokotylen vorhanden seien, so ist das wohl nur ein Versehen; er selbst führt sogar Palmen aus der Kreide auf, die, wie gerade auch neuere Untersuchungen zeigten, ganz ohne Zweifel schon im Cenoman (Moletein in Böhmen) existierten, also zur gleichen Zeit, wo bei uns die Dikotyledonen auftreten. Die älteren Reste aus dem Buntsandstein (Aethophyllum) oder gar die karbonischen Cordaiten, die man zuerst als Monokotylen ansah, haben mit diesen dagegen nichts zu tun. Wenn also manche Forscher, die, wie auch Schenk, die Monokotylen für höher entwickelte Gewächse als die Dikotylen ansehen, hierfür auch die Tatsachen der Paläontologie ins Feld führen, so ist das entschieden zurückzuweisen; das Fehlen dieser in der Potomakflora kann man in dieser Hinsicht auch nicht mehr verwerten, da sich jetzt solche gefunden haben.

Koniferen und überhaupt Gymnospermen sind in der oberen Kreide reichlich vertreten, wenn sie auch nicht mehr die Rolle spielen wie früher. Wir finden Vertreter der verschiedensten Gruppen. Zunächst sind die schon lange vorhandenen Araukarieen bereits mit den beiden heute noch lebenden Gattungen vorhanden, den Araukarien sowohl, die schon im Jura oder noch früher in die Flora ihren Einzug hielten, als auch anscheinend mit den Dammar- oder Kaurifichten (Agathis), deren Harz heute ein so geschätzter Artikel ist. Sie finden sich sowohl in der Kreide Amerikas wie auch Europas, doch sind wenigstens die Dammara-Reste vielleicht etwas fraglicher Natur.

Die Kupressineen, zu denen die Lebensbäume (Thuja), der Wacholder (Juniperus) usw. gehören, fehlen gleichfalls nicht, nachdem ihre ersten Anfänge sich im Jura, vielleicht schon im Keuper, zu zeigen begannen. Wir nennen hier die schon im Wealden nicht seltenen, mit der rezenten Frenela (im australischen Gebiet heimisch) verwandten, eigenartigen Frenelopsis-Reste und die heute auf Nordafrika beschränkte Callitris, die z. B. in der Kreide Mährens in einer außerordentlich der einzigen rezenten Art ähnelnden Form auftritt (C. Reichii); im Tertiär Europas sind fossile Callitris-Reste gleichfalls verbreitet.

Taxodieenreste treten jetzt häufiger auf. Die Gattung Sequoia, zu der die berühmten Mammutbäume gehören (S. 97), ist in einer Anzahl von Arten weit verbreitet, und es beginnen sich bereits die ersten Spuren von Verwandten der Sumpfzypressen (Taxodien) zu zeigen, indem Glyptostrobus-Reste, eine Gattung, die heute nur noch in China heimisch ist und von vielen zu den jetzt auf Nordamerika beschränkten Taxodien gerechnet wird, zweifellos nachgewiesen sind; diese Pflanze hatte auch im Tertiär noch eine große Verbreitung auf der Nordhemisphäre und erinnert in ihrem Verhalten an das der Ginkgobäume und Nilssonien, die sich gegen die neuere Zeit hin ebenfalls nach dem östlichen Asien zurückgezogen haben.

Am interessantesten sind vielleicht die in der Kreide sehr häufigen Abietineen, deren Vorgeschichte wir schon früher berührt hatten. Sie treten hier in relativ modernen Typen auf, und die ganzen Verhältnisse zeigen, daß diese Gruppe nunmehr bereits eine

unendlich lange Zeit der Entwicklung hinter sich haben muß. Am bemerkenswertesten ist, daß die Kieferngattung (Pinus) in der oberen Kreide schon in verschiedenen Untergruppen vertreten war, die wir noch heute kennen; außerdem aber kamen Gruppen vor, die sich — nach den die wichtigsten Anhalte gebenden Zapfen zu urteilen — als ausgestorbene Zwischengruppen zwischen mehreren heutigen Abietineen erweisen, nämlich als Mitteldinge zwischen den Weimutskiefern und Zirbelkiefern (Sect. Strobus und Cembra), sowie zwischen den Zirbelkiefern und den Zedern, die gar nicht zu Pinus, der Kiefer im eigentlichen Sinne, gehören.

Von weit geringerer Bedeutung als diese Koniferen zeigen sich von jetzt an die Ginkgophyten, wiewohl sie selbstverständlich keineswegs fehlen; die untergeordnete Rolle in der Flora, zu der sie von nun an verurteilt sind, kommt in der Spärlichkeit der Reste zum deutlichen Ausdruck. Es finden sich Ginkgoreste z. B. im Urgon Grönlands (Gault), eben dort auch in der oberen Kreide, anscheinend auch in der Schweiz. Auch Reste, die man zu den stärker differenzierten Baiera-Blättern rechnen muß, kommen in jenen Schichten Grönlands vor, die dadurch einen für kretazische Schichten bemerkenswerten Reichtum an solchen Bäumen aufweisen. Von den Eibengewächsen, mit denen die Ginkgoazeen früher oft in eine Gruppe vereinigt wurden, sind ebenfalls schon Reste angegeben, doch erscheinen diese keineswegs genügend gesichert, da es sich allermeist um Blattreste handelt und die Taxus-Nadeln und ähnliche fossil nur schwierig als solche von andern ähnlichen unterscheidbar sind.

Auch die Zykadophyten treten jetzt an Bedeutung stark zurück, und auch hierin, wie in dem ähnlichen Verhältnis der Ginkgophyten, prägt sich deutlich die einschneidende Veränderung aus, die in der Pflanzendecke der Erde Platz gegriffen hat; ihre Reste sind von nun an geradezu Raritäten. Die typisch mesozoischen Blattypen wie Pterophyllum, Otozamites, Anomozamites usw. sind verschwunden; besonders bemerkenswert sind wiederum die Reste aus der oberen Kreide Grönlands, wo man bis vor kurzem die lebende Gattung Cycas selbst schon in der Kreide vertreten glaubte (Cycas Steenstrupi), bis eine erfolgreiche anatomische Untersuchung Nathorsts den Irrtum nachwies und er sie Pseudocycas Steenstrupi umbenannte. Die Kreideschichten Grönlands machen, wie man nicht verkennen kann, durch die relativ zahlreicheren Ginkgophyten und Zykadophyten einen etwas mehr „mesozoischen" Eindruck, als dies bei uns der Fall ist, und diesem allgemeinen Charakter fügt sich auch das Vorkommen von Nilssonien an, jenen in der systematischen Stellung etwas dunkeln, bis auf weiteres in die Verwandtschaft der Zykadophyten gebrachten Gewächse mit den Taeniopteris-ähnlichen, bandförmigen Blättern; indes ist auch in der mitteleuropäischen Kreide etwas davon vorhanden. Im Tertiär hat sich der letzte Ausläufer dieser Gattung erhalten, im Miozän von Sachalin N. serotina, die dort mit gewöhnlichen Tertiärpflanzen und mit Ginkgo vorkommt. Pflanzengeographisch erlebte sie also ein ähnliches Schicksal wie die Ginkgobäume, die in der rezenten Flora ebenfalls auf das östliche Asien zurückgedrängt sind. Nathorst meint sogar, daß man sie möglicherweise irgendwo dort noch lebend vorfinden könne; die Ginkgobäume jedenfalls, von denen man früher annahm, daß sie nur durch Kultur aus früheren Epochen gerettet und vor dem Aussterben bewahrt wurden, hat man noch vor einigen Jahren im östlichen China wild gefunden.

Im Eozän, der untersten Stufe der nun folgenden Tertiärformation, mit der die Geologen das Känozoikum, die Periode der Herrschaft der Säugetiere, beginnen, hat die neuzeitliche Pflanzenwelt bereits eine unendlich lange Zeit der Entwickelung hinter sich. So ausgesprochen der Schnitt ist, der sich, von der Tierwelt aus gesehen, hier in den geologischen Perioden zu erkennen gibt, so wenig berechtigt ist er vom Standpunkt der Pflanzenwelt aus. Die Eozänflora schließt sich vielmehr in vielen Punkten ganz zwanglos an die der oberen Kreide an, indem eine Anzahl von Charakterpflanzen der oberen Kreide auch — wenngleich in anderen Arten — dem Eozän eigen ist. Ein schärferer Schnitt ergibt sich vom paläobotanischen Standpunkt aus zwischen der Eozän- und der darauf folgenden Oligozänzeit, die auch nebst der darauf folgenden Miozänzeit durch die zahlreichen Braunkohlenlager etwas Besonderes gegenüber der Eozänzeit hat, deren Pflanzenreste auch an Zahl viel geringer sind als bei jener.

In Deutschland ist das Eozän erst in neuerer Zeit in nennenswerterer Ausdehnung nachgewiesen worden, irgend welche nennenswerte Pflanzenreste kommen nicht darin vor. Berühmte Fundstellen eozäner Pflanzen sind Gelinden in Belgien, der Londonton, die Pariser Gegend u. a.

Die Pflanzen, die insbesondere die Beziehungen zur Kreideflora fühlbar machen, sind die uns schon bekannten Dryophyllen und Dewalqueen, die in einer Anzahl von Arten im Eozän verbreitet sind. Im Eozän von Gelinden kommen z. B. Dryophyllum Dewalquei und Dewalquea gelindenensis vor (Abb. 72 und 73). Zu diesen treten dann noch zahlreiche andere Dikotylen, die den Familien der Lorbeergewächse, den Brotfruchtbaum-ähnlichen Gewächsen, den Apozynazeen und zahlreichen anderen Familien angehören oder wenigstens zugeschrieben werden. Von den Apozynazeen sind es besonders mit indischen Arten verwandte Oleanderblätter, die die Existenz der Sympetalen in dieser Periode beweisen. Ein besonders hervorstechender Zug der Eozänflora sind die zahlreichen Palmenreste, die ihr angehören; es sind sowohl solche mit fiederigen wie solche mit fächerförmigen Blättern vertreten, wovon wir Typen z. B. auf unserer Tertiärlandschaft abgebildet sehen (Taf. Oligozänzeit). Unter den Palmen erregen ein besonderes Interesse die als Nipadites bezeichneten Samen, die sich im Eozän von London und von Brüssel, ja sogar schon in der Kreide finden und mit der lebenden Nipa-Palme mindestens nahe verwandt sind, deren einzige Art, Nipa fruticans, heute im indomalayischen Gebiet in Salzsümpfen der Küsten gedeiht und als Nutzpflanze von Bedeutung ist.

Die Gymnospermenflora dieser Periode ist recht untergeordnet erhalten und bietet nichts bemerkenswert Neues. Anscheinend hat in dieser Periode die heute bis auf einige japanische Arten auf die Südhemisphäre beschränkte Taxazeengattung Podocarpus, die mit ihren teilweise ziemlich breiten und langen lederigen Blättern von unserem heimischen Eibengewächs recht abweicht, eine größere Rolle gespielt (Podocarpus eocenica), wenn die Blattreste richtig als dahin gehörig gedeutet sind. Auch Ginkgo-Reste kommen vor, der heutigen Art schon recht nahe stehend. Im ganzen zeigt die Flora der Eozänzeit, wie diejenige der Kreidezeit, mit der sie offenbar ähnliche Vegetationsbedingungen hatte, ein recht tropisches oder wenigstens subtropisches Gepräge. Hierauf weisen die mit tropischen Eichen verwandten Dryophyllen, die mit indischen Oleander-Arten verwandten Nerium-Reste und besonders die reichlich vor-

handenen Palmen; trotz der im Verhältnis zu den zahllosen Pflanzenresten der folgenden Braunkohlenzeit dürftig erhaltenen Eozänflora kann man doch diesen Schluß aus dem erhaltenen Material fraglos und ohne Zögern ziehen.

In dieser Beziehung besteht ein ziemlich scharfer Gegensatz gegenüber der Flora des Oligozäns unserer Breiten, die zwar auch noch manche, wenn man so sagen darf, tropische Züge aufweist, aber doch auf ein entschieden kühleres Klima hinweist. Die Jahresringe der Bäume sind so scharf abgesetzt wie heute, so daß man wohl annehmen kann, daß infolge von winterlicher Abkühlung alljährlich ein Aussetzen des Wachstums oder doch eine starke periodische Schwächung eintrat. Zwar Frostspuren sind in dieser Periode noch nicht nachweisbar, und eine so weitgehende Temperaturerniedrigung hat auch wohl sicher nicht stattgefunden, vielmehr weisen die in unseren Breiten um diese Zeit noch zahlreich vertretenen Palmenreste (Abb. 75, 76) und andere Verwandte der Florenbestandteile warmer Distrikte auf ein sehr mildes, warmes Klima hin. Es kommt hierbei offenbar weniger auf hohe Sommertemperaturen an als auf die große Milde der Winter; man muß bedenken, daß die tropischen Bestandteile des Eozäns und deren Nachfahren von früher her in diesen Gegenden vorhanden waren, und eine gewisse Temperaturabnahme für viele dieser Gewächse noch kein Grund war, auszuwandern, wenn nur keine kontinentalen Winter eintraten, die unser Klima so einschneidend beeinflussen. Kann man doch in England mit seinen milden Wintern subtropische Gewächse im Freien pflanzen, die bei uns unfehlbar erfrieren würden! Dazu kommt, daß die Gewächse eine gewisse Anpassungsfähigkeit an neue klimatische Verhältnisse haben, und wir wissen, daß die fortschreitende Abkühlung des Klimas, die wir durch die Tertiärzeit bis zum Hereinbrechen der Eiszeit verfolgen können, außerordentlich allmählich gewesen ist, und in diesen langen Zeiträumen konnte eine solche Gewöhnung der Pflanzen an ein etwas kühleres Klima um so besser stattfinden, bis die allzusehr fühlbare Temperaturveränderung einen immer größeren Teil davon allmählich verdrängte oder zum Aussterben brachte.

Abb. 75.
Fächerpalmenblatt aus dem Oligozän. (Nach Schimper.)

Im ganzen genommen mutet die Oligozänflora uns bereits viel weniger befremdlich an als die der früheren Eozänperiode, und zwar besonders dadurch, daß allem

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Vegetationslandschaft der Oligozänzeit (ältere Braunkohlenzeit) unserer Breiten.
Links Sumpfzypressen- und Sequoien-Moor mit Fächerpalmenunterholz, Farnstauden; rechts Wasserstelle mit Röhrichtverlandung (Gräser u. a.); im Hintergrund am Berghang lichter Laubwald (Lorbeergewächse u. a.) von mediterranem Charakter.

(Nach einem Originalaquarell von H. Wolff Maage.)

Anschein nach eine Anzahl von Arten, die mit lebenden äußerst nahe verwandt oder gar identisch mit ihnen sind, damals zu den wichtigsten Bestandteilen der Flora gehörten, was man betreffs der Gewächse früherer Perioden mit gleicher Berechtigung höchstens von Ginkgo adiantoides aus dem Eozän sagen könnte, die von der heutigen Art, wie überhaupt die tertiären, sich nur sehr wenig oder gar nicht unterscheidet. Besonders sind es oligozäne Koniferen, die auch im Miozän noch die gleiche Rolle spielen, aus der Sumpfzypressenfamilie, nämlich Taxodium distichum, die Sumpfzypresse, die beiden Sequoien-Arten: der Mammutbaum (Sequoia Couttsiae, der lebenden Sequoia gigantea äußerst ähnlich), Sequoia sempervirens und Glyptostrobus europaeus, dessen Vorfahren wir schon früher genannt hatten und der von dem lebenden Glyptostrobus (Taxodium) heterophyllus kaum zu unterscheiden ist (Abb. 77). Diese Koniferen sind besonders darum wichtig, weil sie einen hervorragenden Anteil an den ausgedehnten Moorbildungen dieser Periode hatten, die von uns heute als Braunkohlenlager ausgebeutet werden; diese haben der ganzen oligozänen und miozänen Periode den Namen Braunkohlenzeit eingetragen und sind für sie so bezeichnend. Zwar sind sie keineswegs die ausschließlichen Lieferanten der Braunkohle, was man von ihren Stämmen gelegentlich behauptet, die sich so leicht erhalten und in der Braunkohle so sehr auffallen; sie spielen aber doch eine sehr bedeutsame Rolle dabei, und dies um so mehr, als sie im Tertiär der ganzen Nordhemisphäre verbreitet waren, während sie jetzt auf wenige Asyle zurückgedrängt sind, insbesondere Sequoia gigantea und Glyptostrobus.

Abb. 76. Phoenicites. Palmenfiederblatt aus dem Oligozän. (Nach Unger.)

Die Koniferen dieser Periode haben noch ein weiteres besonderes Interesse auch für weitere Kreise: Abietineen dieser Periode waren die Lieferanten des Bernsteins des Samlandes. Der Bernstein, dieser altberühmte und schon im Altertum so hochgeschätzte Schmuckstein, ist das Harz von Kiefern und Fichten, anscheinend besonders von Kiefern, und hat für die Paläobotanik (wie auch für die Paläozoologie durch die Insektenreste) einen ganz besonderen Wert dadurch, daß er gelegentlich Pflanzenreste umschlossen hat, die zwar jetzt verwest sind (s. S. 98, 101, 103 ff.), aber im Abdruck

so feine Details hinterlassen haben, daß die feinsten Härchen, anatomische Einzelheiten der Oberfläche noch sichtbar sind. Am wichtigsten sind diese Reste dadurch, daß sich unter ihnen viele Blütenreste befinden, die natürlich eine ganz bedeutend einwandfreiere Bestimmung gestatten als Blattreste, um die es sich sonst meist handelt. Blütenreste gehören überhaupt außer im Bernstein wegen ihrer zu fossiler Erhaltung ungeeigneten Zartheit zu den großen Seltenheiten; Abb. 78 zeigt einige solche Blütenreste aus dem Bernstein in natürlicher Größe und vergrößert daneben, woran sich die

Abb. 77.
Koniferen aus der Sumpfzypressenfamilie (Taxodieen) der Braunkohlenzeit (Oligozän und Miozän).
a = Sequoia Couttsiae;
b = Sequ. Langsdorffi; c = Taxodium distichum; d = Glyptostrobus europaeus.
(Nach Schenk.)

wunderbaren Einzelheiten dieser sogenannten „Einschlüsse" ausgezeichnet erkennen lassen. Die Bernsteinpflanzenreste gehören auf diese Weise zu den allerwertvollsten Dokumenten der fossilen Flora überhaupt.

Auch die Bernsteinbäume kennen wir aus Holzresten, oft noch mit Bernstein durchsetzt, aus Nadeln und Blüten recht genau; die genauere Stellung der Bernsteinkiefer (Pinus succinifera) ist noch nicht ganz klar, da nach Conwentz, dem Untersucher der Bernsteinflora, außer der eigentlichen Kiefer (Pinus) eventuell noch die Fichte (Picea) für diese Bäume in Frage gezogen werden kann. Nadeln kennt man im Bernstein sowohl von Kiefern, Fichten als auch von Tannen (Abies).

Der Harzfluß der Bernsteinbäume war außerordentlich stark, und dies geht, wie Conwentz in seinen mustergültigen Abhandlungen nachweist, auf das im Urwalde ungehemmte Wüten der Feinde der Bäume, der Pilze, größerer und kleinerer Tiere, der Winde usw. zurück, mit denen die heutige Forstkultur in ewigem Kampf liegt. Auf Grund seiner Untersuchungen bietet Conwentz eine ebenso lebensvolle wie wissenschaftlich begründete Darstellung der Verhältnisse im Bernsteinwald, wovon wir hier einen Auszug folgen lassen.

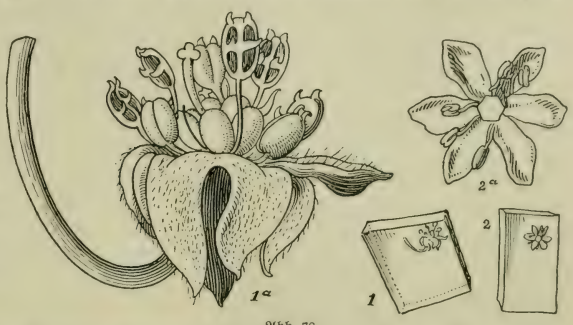


Abb. 78.
Blütenreste als Bernstein-„Einschlüsse". 1 = Cinnamomum-Blüte (1a vergr.). 2 = Holunder-(Sambucus-)Blüte (2a vergr.) (Nach Conwentz.)

„Es gab kaum einen gesunden Baum im Bernsteinwald — das Pathologische (Krankhafte) war die Regel, das Normale die Ausnahme! Nicht allein durch Wind und Wetter, sondern auch durch pflanzliche Parasiten und Saprophyten, sowie durch Insekten und andere Tiere vollzogen sich an ihnen unausgesetzt Beschädigungen, die zu Harzfluß und anderen Krankheitserscheinungen Anlaß boten. Es lag in der Natur der Dinge, daß die aus Anflug hervorgegangenen und gedrängt aufgewachsenen Bäume ihre unteren Äste verloren, sobald diese bei mangelnder Beleuchtung nicht mehr genügend ernährt werden konnten. Bei der geringsten Erschütterung durch Wind oder Regen, durch Tiere und andere Agentien brachen sie ab und hinterließen eine offene Wunde, die in der Folge durch Harz und, bei fortschreitendem Wachstum des Stammes, durch Überwallung* vernarben konnte. Alte abgestorbene Bäume senkten sich zu Boden und streiften und knickten die Zweige anderer Bäume in weitem Umkreis, um dann mit der ganzen Wucht ihres Körpers auf alles das niederzufallen, was ihnen in ihrer Fallrichtung entgegenstand. Mit Vehemenz schlugen sie an die Nachbarstämme an, rissen ihre Borke auf weite Strecken hin ab und verletzten stellenweise auch den Holzkörper selbst.

„Auch heftigere Winde und Orkane zogen über den Bernsteinwald hin und richteten in demselben die schlimmsten Verheerungen an. Was die Natur durch Jahrhunderte an Herrlichem und Großartigem geschaffen, wurde im Verlauf weniger Augenblicke durch ein furchtbares Element zerstört. Ein Wirbelwind setzte sich in die mächtige Krone und drehte sie auf ihrem Stamme in kürzester Zeit ab; die stärksten Bäume wurden wie Grashalme über dem Boden geknickt und gleich gewaltigen Streichhölzern kreuz und quer durcheinandergeworfen. Andere Bäume wurden mit ihren Wurzeln aus der Erde gehoben und auf weite Strecken durch die Luft gewirbelt, bis sie zu Boden

* D. h. über die Wunde wölben sich bei harzreichen Bäumen von allen Seiten her neue Holzpartien mit viel Harz, die die Wunde schließlich überwachsen und verschließen.

fielen oder an irgend einem noch aufrechten Baum hängen blieben. Dieses Phänomen mag immer nur an einzelnen Stellen des Waldes aufgetreten sein, verschonte aber kaum ein Individuum und riß daher große Löcher in den Bestand, wo nunmehr eine große Menge von totem Material angehäuft wurde.

„Zu andern Zeiten herrschte wohl eine drückende Schwüle im Bernsteinwald, und heftige Gewitter entluden sich über ihm. Blitze schlugen in die Baumkrone oder in einen alten Aststumpf und sprengten dann auf weite Strecken hin die Rinde ab, deren Fetzen teilweise an den Wundrändern hängen blieben. — Der Bernsteinwald wurde von einer sehr reichen Tierwelt belebt; denn Insekten und Spinnen, Schnecken und Krebse, Vögel und Säugetiere hielten sich hier auf, ganz wie in den Wäldern der Jetztzeit. Es gab unter ihnen viele, die den grünenden Baum schädigten, während andere das tote Holz angegriffen haben. Größere Tiere brachen mutwillig und unabsichtlich Äste ab und verletzten durch ihren Tritt die zutage liegenden Wurzeln. Eichhörnchen sprangen munter von Zweig zu Zweig und schälten die junge Rinde. Die Stille des Waldes wurde durch das Klopfen des Spechtes unterbrochen, der in der Rinde und im Holz der Bäume nach Insekten suchte, auch wohl Höhlen zum Nachtaufenthalt und zum Brutgeschäft hineinzimmerte.

„Tausende von Insektenarten schwirrten im Walde umher und befielen die Pflanzen und größeren Tiere desselben. Bastkäfer bohrten gesunde und lädierte Bäume an und gingen in die Rinde oder flach in den Splint hinein. Ferner erschienen Borkkäfer, die ihre Eier an der Rinde ablegten oder sie tief in deren Risse einführten; die Larven fraßen zunächst oberflächlich und setzten im folgenden Jahre ihre Tätigkeit im Holze fort. Einige Arten befielen lebende Bäume, andere wieder abgestorbene Hölzer. Wo durch Windbruch große Mengen frischen Holzes gefallen waren, blieb der Borkenkäfer nicht aus. — Überall, wo eine Beschädigung stattfand, suchte die Natur durch Harzerguß die Wunde zu heilen; dieses trat aber gewöhnlich nicht so schnell ein, daß nicht vorher Pilzsporen anfliegen und zur Keimung gelangen konnten. Die weitere Entwickelung der Pilze wurde um so mehr begünstigt, als Wärme und Feuchtigkeit in reichem Maße vorhanden waren. Es wurden nach und nach alle Bäume von einem oder dem andern, oft auch von mehreren Parasiten gleichzeitig befallen, die zwar langsam, aber mit tödlicher Gewißheit ihr Zerstörungswerk fortsetzten und vollendeten.

„Wir sehen also, daß sich die Bernsteinbäume insgesamt in einem andauernden Zustande der Zersetzung und abnormen Harzbildung befanden. Aus Astlöchern quoll dickflüssiges Harz in Form von Tropfen und ähnlichen Gebilden hervor; an Schälwunden und Baumschlagstellen kamen größere Mengen von Harz heraus, und wo etwa der Blitz eingeschlagen hatte, hing wohl auch ein langer Harzzopf stalaktitenartig herunter. Alle diese trüben Harzmassen erhärteten bald an der Luft, wurden aber später wieder durch Einwirkung der Sonnenwärme in dünnflüssigen Zustand versetzt und geklärt. Das klare Harz überzog nun die Oberfläche des Stammes und der Äste und nahm in diesem Zustand leicht vorüberfliegende Insekten sowie angewehte Pflanzenreste in sich auf: bei wiederholtem Fluß entstanden geschichtete Stücke (Schlauben), die sich durch den Reichtum an organischen Einschlüssen auszeichnen."

Wenn auch die zur Abietineengruppe gehörigen Bernsteinbäume im Bernsteinwalde dominierten, so ist damit doch die Koniferenflora dieser Vegetation keineswegs

erschöpft und auch in den Braunkohlenmooren kamen neben den vorn genannten Taxodieen noch andere zur Zypressenfamilie u. a. gehörende Waldbäume vor, wogegen die in der Kreide der Nordhemisphäre allem Anschein nach nicht seltenen Araukarieen diese Florengebiete definitiv verlassen zu haben scheinen. Andererseits haben wir sichere Anzeichen dafür, daß sie bereits wie heute in der tertiären Flora der Südhemisphäre eine Rolle spielten, wo sie viel weiter nach Süden reichten als heute, und es scheint, daß sie ähnlich wie die Abietineen und Taxodieen wegen ihrer schon damals zirkumpolaren Verbreitung von den polnahen Florengebieten allseits nach Norden sich verbreitet haben, da sich fossile Reste nicht nur in Südamerika und darüber hinaus bis 64° südl. Breite und auf den Sundainseln, sondern auch auf der Kergueleninsel finden, woraus man ein früheres Vorkommen in Südafrika vermuten kann; analog scheint es mit den schon mehrfach genannten Podokarpeen zu sein, die allerdings nach einigen auch im Oligozän Europas noch existiert haben sollen.

Ungeheuer zahlreich sind die Angiospermenreste aus dieser und ebenso der folgenden Periode, die alle aufzuzählen zwecklos und ermüdend sein würde; wir beschränken uns daher auf eine Auswahl, die ein genügendes Bild der damals herrschenden Verhältnisse zu geben vermag. Daß noch zahlreiche Palmen damals in unseren Gegenden — bis zur Ostsee hinauf im Samland — unsere Flora belebten, hatten wir schon vorn erwähnt, und zwar waren es sowohl Fächer wie Fiederpalmen, von denen unsere Abbildungen einige Blattreste zeigen; die Fiederpalmen werden zum Teil mit der Kokospalme (Phoenix dactylifera) in Verbindung gebracht, daher Phoenicites genannt, die fächerblättrigen mit der noch heute als einzige in Süd-Europa wild vorkommenden Zwergpalme und den Sabalpalmen, die z. B. in Nordamerika (von 36° nördl. Breite ab) bis Venezuela zu Hause sind; sie waren wohl wie heute zum Teil Unterholz in den Braunkohlenwaldmooren des Oligozäns, worauf unsere Oligozänlandschaft (Taf. Oligozänzeit und Abb. 75, 76) Rücksicht nimmt. Die meisten andern Monokotyledonenreste dieser Perioden sind kaum näher bestimmbar, es sind meist längsaderige Blattfetzen; eigentümlich muten die in ihrer näheren Verwandtschaft unklaren Rhizokaulonreste aus dem südfranzösischen Tertiär an (Zyperazee?), die auch anatomisch bekannt sind.

Abb. 79. Cinnamomum Scheuchzeri, Miozän von Öningen (Bodensee). (Nach Schenk.)

Weit zahlreicher als die in der fossilen Flora stets nur in untergeordneter Weise erhaltenen Monokotylen sind natürlich die Reste der Dikotylen, die in den mannigfachsten Familien vertreten sind. Reichlich grünten bei uns die Gewächse der Lorbeerfamilie, von denen die Vorahnen unserer heutigen Zimtbäume (Cinnamomum) bis zum Pliozän, bis zur jüngsten Tertiärzeit, unserer Flora angehörten (Abb. 79). Prachtvoll sind die in Bernstein erhaltenen Blüten dieser Gewächse, und das Vorkommen dieser Blüten und der Blätter sichert die Richtigkeit für die Bestimmung dieser Gewächse. Weiter erwähnen wir die Walnußbaumfamilie (Juglandazeen), die Seerosengewächse, ferner die Kätzchenträger und Kupuliferen in großer Zahl, unter denen

größtenteils schon die Gattungen der jetzigen Flora vertreten waren, wenn auch in anderen Arten; wir treffen Birken, Erlenarten (Alnus Kefersteinii, Abb. 80), Haselnußbäume, ferner besonders Eichen, unter denen besonders solche hervorragen, die heutigen nordamerikanischen verwandt sind, sowie Verwandte unserer echten, der Eiche nahe verwandten Kastanie (Castanea vesca). Von Eichen finden sich ebenfalls Blütenreste im Bernstein wie die andern Reste in der wunderbarsten Weise erhalten.

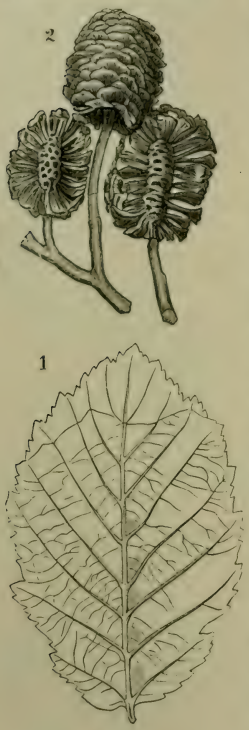


Abb. 80.
Tertiäre Erlenart (Alnus Kefersteini). 1 = Blatt; 2 = Zapfen. Tertiär der Wetterau (1) und von Gubba. (Nach Schenk.)

Ein besonderes Interesse knüpft sich an die in unserer heimischen Flora nur durch den duftenden Gagelstrauch (Myrica Gale) vertretenen Myrikazeen, deren Reste im Oligozän (und Miozän) häufig sind; ein Teil von ihnen, mit der lebenden Myrica (Comptonia) asplenifolia (atlantisches Nordamerika) verwandt, hat Veranlassung zur Verwechslung mit einer jetzt der Südhemisphäre eigentümlichen Familie, den Proteazeen, gegeben, Bäumen und Sträuchern, deren lederige, stachelige Blätter sie schon als Bewohner meist heißer, trockener Standorte kennzeichnen. Sie sind zum größten Teil im australischen Florengebiet, dann in Südafrika und Südamerika heimisch, und sie sind es hauptsächlich, die in unserer Flora nach Unger, besonders nach Ettingshausen ein australisch-neuholländisches Element repräsentiert haben sollen; d. h. mit anderen Worten: noch im Tertiär (Oligozän, auch Miozän) habe eine floristisch mit unseren heutigen Verhältnissen gar nicht vereinbare Verteilung in der Pflanzendecke der Erde geherrscht. Schenk, später Engler, Pax u. a. waren es, die mit besonderem Nachdruck auf die unzureichende Begründung dieser Anordnungen hinwiesen und energisch gegen die daraus gezogenen Schlüsse Front machten. Abb. 81 und 82 zeigen einige der genannten Typen; wir werden im allgemeinen Teil über das Känozoikum noch einmal diese Frage streifen.

Zu diesen Gewächsen treten dann noch viele andere, Ahorne, Hülsenfrüchtler (Leguminosen), Ulmen, Magnolien, die uns schon aus der Kreideflora bekannt sind; eine jetzt erscheinende und besonders in der Miozänflora häufige und charakterische Pflanze ist Liquidambar, zu den heute in Nordamerika, China und Japan sowie in Kleinasien beheimateten Hamamelidazeen gehörig, wiederum eine Pflanze, die auf nordamerikanische und ostasiatische Verwandtschaft weist, was wir auch für die obengenannten Myrikazeen und Magnolien und für noch andere Gewächse hätten sagen können. Wir finden die ahornartigen Liquidambar-Blätter bis zum obersten Tertiär (Pliozän); Funde von Früchten beweisen die Existenz dieser Pflanzen unwiderleglich (Abb. 83). Interessant ist das Auftreten der Wassernußgewächse (Trapa), deren spitzige Früchte kaum mit etwas anderem zu verwechseln sind; sie haben sich in unseren

Gegenden in einer Art (Trapa natans) bis in die Jetztzeit erhalten; diese ist jedoch im Aussterben begriffen, denn in Torflagern des Alluviums findet man ihre Reste an viel zahlreicheren Stellen als in den wenigen heutigen Asylen. Schmarotzerpflanzen — und zwar nicht nur Pilze, von denen schon beim Bernsteinwald die Rede war, die übrigens schon seit dem Karbon vorhanden gewesen zu sein scheinen — waren augenscheinlich ebenfalls vertreten; von diesen seien Lorantha-

Abb. 81.
Myrica asplenifolia, Lebend. (Nach Schenk.)

Abb. 82.
Proteophyllum, angebliches Proteazeenblatt, Myrica asplenifolia ähnlich, s. Abb. 80. Aus dem Oligozän von Sachsen. (Nach Schenk.)

zeen erwähnt, zu der auch unsere allbekannte Mistel (Viscum album) gehört. Im Bernstein finden sich die hierhergehörigen, Patzea genannten Reste. Lianen von der Art der Banisterien des Urwaldes scheinen auch nicht gefehlt zu haben.

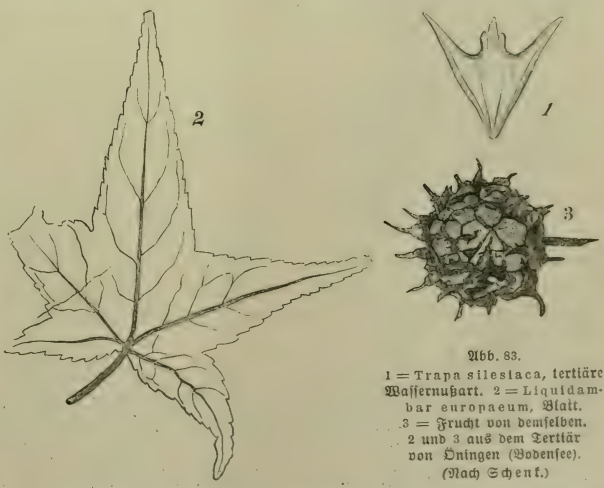


Abb. 83.
1 = Trapa silesiaca, tertiäre Wassernußart. 2 = Liquidambar europaeum, Blatt. 3 = Frucht von demselben. 2 und 3 aus dem Tertiär von Öningen (Bodensee). (Nach Schenk.)

Die höher entwickelte Gruppe der Dikotylen, die Sympetalen (S. 89), ist nunmehr auch reichlich vertreten, und wiederum ist es hier unter anderen der Bernstein, der uns verläßlichste Kunde über diese Gewächse gibt. In

ihm sind uns Reste der Heidekrautfamilie (Erikazeen) mit Blüten erhalten. Ebenso ist es mit der Reihe der Primelgewächse, wo von den Myrsinazeen, einer aus Holzgewächsen bestehenden, in den Tropen und Subtropen heute verbreiteten Familie, der Bernstein ebenfalls die zuverlässigsten Objekte in Gestalt von Blütenresten überliefert hat, während den Blättern eine weit größere Unsicherheit anhaftet. Eine andere Gruppe der Sympetalen, zu denen auch die Ebenholzgewächse gehören, scheint ebenfalls eine Rolle in der Tertiärflora gespielt zu haben, doch lassen die Reste hier oft mehr als zu wünschen übrig. Aus der Familie der Ölbaumgewächse finden wir anscheinend Ölbäume selbst, dann aber besonders Eschen (Fraxinus), aus der bereits in der Kreide erwähnten Apozyneenfamilie wieder Oleander-Arten usw. Auf Nordamerika weisen wiederum Blätter, Früchte und Blüten von einer Trompetenbaumart (Catalpa) im Oligozän von Aix in der Provence, die wohl richtig erkannt sind; die heutige Catalpa syringaefolia wird häufiger als Parkbaum bei uns gepflanzt.

Abb. 84.
Moosrest aus dem Tertiär.
(Nach Schimper.)

In der deutschen Braunkohle (auch in der miozänen) der Wetterau, Aachen, Rhön, Sachsen, Lausitz, in England finden sich gelegentlich Früchte der Gattung Gardenia, teils oligozänen, teils miozänen Alters, zu den Rubiazeen gehörig, zu denen auch der Kaffeebaum, der Chinarindenbaum u. a. gehören; Gardenia ist heute im paläotropischen Florengebiet einheimisch. Unverkennbar sind die Holunderblüten im Bernstein, wie schon die Abb. 78 zeigt; von den Kaprifoliazeen, zu denen auch Sambucus gehört, werden besonders zahlreiche Arten von Viburnum angegeben, zu dem auch unser Schneeball (Vib. opulus) gehört, besonders in Nordamerika, wo die Gattung auch heute noch mit zahlreichen Arten zu Hause ist. Erwähnen wir schließlich noch, daß im Oligozän sich auch Früchtchen finden, die mit dem besonders für viele Korbblütler charakteristischen Haarkelch in erster Linie an die Kompositen, diese heute artenreichste Familie, denken lassen, — wobei allerdings zu bemerken ist, daß Haarkelche auch in ganz anderen Gruppen auftreten —, so haben wir ungefähr einen kleinen Begriff von dem, was zur älteren Braunkohlenzeit bei uns gewachsen ist, und zum größeren Teil zugleich eine Vorstellung von der Pflanzenwelt der Miozänzeit. Man sieht eine Mannigfaltigkeit in der Flora, die der heutigen wenig oder nichts nachgibt, um so weniger, als in diesen Perioden nun auch die niederen Pflanzen mehr und mehr in Einklang kommen mit den jetzt existierenden.

Besonders die Mooswelt ist es, die uns nunmehr bereits in ganz ähnlicher Entwicklung entgegentritt wie heute; zahlreiche Moosreste sind uns besonders im Bernstein erhalten und zwar sowohl Leber- wie Laubmoose, die beiden großen Klassen der Moose der Jetztzeit. Abb. 84 zeigt uns einen solcher Moosreste, die meist sogar zu noch lebenden Gattungen gehören. Über die allgemeine Vorgeschichte der Farnwelt hatten wir uns schon früher unterrichtet.

Es versteht sich von selbst, daß die Farnkräuter dieser Flora nicht fehlten; eines

der häufigsten ist die in der Braunkohlenflora verbreitete Osmunda lignitum, zu der noch viele andere Farngewächse treten, von denen wir noch besonders die Existenz von Lygodien, der einzigen heutigen, in den Tropen heimischen Gattung mit schlingenden Stengeln erwähnen, die früher in der Karbonflora um so häufiger waren; sie tritt sogar schon in der Kreide auf.

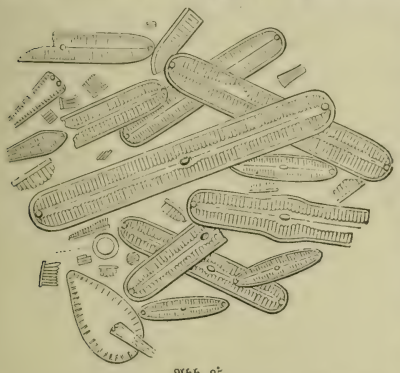


Abb. 85.
Bazillarien aus Kieselgur von Franzensbad in Böhmen.
(Nach Schimper.)

Interessant sind die Spuren der Wasserfarngewächse, deren Vorhandensein in diesen Schichten außer Zweifel steht; ihre Vorfahren hatten wir schon in den Sphenophyllazeen (und Sagenopteris im Mesozoikum[?]) des Paläozoikums kennen gelernt. Unverkennbar sind die charakteristischen gepünktelten Schwimmblätter der Salvinien; noch weit älter als diese sind die sogar bis in die untere Kreide* (Portugal) zurückgehenden Brachsenkräuter (Isoëtes), deren tertiäre Vertreter den heutigen sehr ähnlich sind.

Die Algen schließlich sind meist nur in relativ spärlichen Resten aufbewahrt, wie das bei ihrer meist zarten Struktur auch verständlich ist. Bedeutungsvoll sind unter ihnen dagegen mehrere Gruppen, deren Kiesel- oder Kalkabscheidungen in der Zusammensetzung der Erdschichten eine stellenweise nicht unbedeutende Rolle spielen. Hierher gehören die im ganzen Tertiär vorkommenden Lithothamnien (Abb. 86), die man lange Zeit hindurch für unorganische Gebilde hielt, ferner die schon früher erwähnten Kieselalgen (Bazillarien), die von nun an nicht selten ganze Lager zusammensetzen, die als Kieselgur, Tripoli, Polierschiefer usw. ausgedehnte technische Verwendung finden (Abb. 85). Zahlreiche der noch lebenden Gattungen dieser eigenartigen Algen findet man schon fossil erhalten; ihre Kieselpanzer werden oft später wieder vom Wasser aufgelöst — sie bestehen aus der leichter löslichen, wasserhaltigen Kieselsäure (Opalmasse) — und die Kieselsubstanz scheidet sich dann später als kompaktere Opalmasse (Menilit usw.) in Knollenform usw. wieder aus.

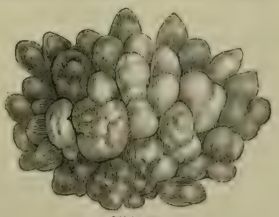


Abb. 86.
Lithothamnion,
Kalkalge aus dem Tertiär Deutschlands.
(Nach Schimper.)

Weniger augenfällige Reste hat die Pilzflora der Vorzeit hinterlassen. Indes haben wir jetzt bestimmte Anzeichen dafür, daß ihre Anfänge in das Paläozoikum hinabreichen, wo man an echt versteinerten Karbonpflanzen die charakteristischen Pilzfäden (Myzelfäden) fand; diese nur im Mikroskop sichtbaren und unzweideutig erhal-

* Allerdings ist das Alter hier mit einiger Zurückhaltung wie das der Potomakschichten aufzunehmen; auch in Portugal finden sich Dikotyledonen in der „unteren Kreide" wie in den Potomakschichten.

tenen Fäden findet man auch im Mesozoikum und Tertiär mit Vorliebe in fossilen Holzresten, und sie zeigen, daß schon in frühen Zeiten wie auch jetzt ein Hauptfeind der Bäume die Pilzflora gewesen sein muß. So konnte auch Conwentz das Bild von den Schädigungen der Bernsteinbäume durch diese mikroskopisch kleinen Feinde auf Grund solcher Beobachtungen entwerfen. Allerdings — die unseren Augen auffälligen Pilzhüte sind fossil sehr große Raritäten, da sie bekanntermaßen meist sehr hinfällige Gebilde sind und ferner meist aus der Baumrinde hervorbrechen, welche fossil sehr selten erhalten ist. Zahlreicher sind die auf fossilen Laubblättern — angeblich sogar schon im Karbon — schmarotzenden kleinen Schlauchpilze (Askomyzeten) bekannt, die nach rezenten Gattungen mit Namen wie Sphaerites, Hysterites belegt wurden, obwohl ihre systematische Stellung mangels Kenntnis mikroskopischer Einzelheiten meist nicht näher festzustellen ist (Abb. 87). Sehr gering sind die fossilen Reste der Flechten, jener eigentümlichen, aus symbiontisch lebenden Algen und Pilzkörpern zusammengesetzten Gewächse, die erst im Tertiär aufgetreten zu sein scheinen.

Die Flora des Miozäns ähnelt im Prinzip noch recht der oligozänen, doch macht sich ein Rückgang der auf wärmere Klimate weisenden Elemente deutlich bemerkbar. Besonders macht sich dies in dem Verschwinden oder der starken Abnahme der Palmen nördlich der heutigen Alpen bemerkbar, wo sie nur noch ausnahmsweise und in zum Teil zweifelhaften Resten ihr Dasein zu verraten scheinen. In Einklang hiermit steht auch, daß an Pflanzen aus der miozänen Senftenberger Braunkohle Frostspuren nachgewiesen sind. Zwar, von heutigen Verhältnissen aus gesehen, muten besonders die sich noch bis ins Pliozän haltenden Zimtbäume uns recht tropisch an, doch dürfen wir wegen der Frosterscheinungen und des Gesamtbildes der Flora wohl annehmen, daß es sich um härtere Gewächse als die heutigen Zimtpflanzen gehandelt hat. Etwas „tropischeren" Charakter trägt die berühmte Flora des oberen Miozäns von Öningen in der Schweiz, wo außer Palmenresten die heute im tropischen Asien vorkommende Konvolvulazeengattung (Windenfamilie) Porana sicher nachgewiesen ist. Im südlichen Frankreich kamen um diese Zeit baumförmige Liliazeen wie Drakänen oder Ähnliches vor; heute erreichen sie auf den Kanaren die Nordgrenze, und der berühmte Drachenbaum auf Teneriffa ist ja weltbekannt. Sehr bemerkenswert ist auch, daß in dieser Periode, die geologisch durch die gewaltigen Erdkrustenbewegungen und die Auffaltung der heute gewaltigsten Gebirge der Erde (Alpen, Himalaja, Anden usw.) charakterisiert ist, auch die Zykadeen endgültig aus Europa verschwinden; der letzte Vertreter dieser mesozoischen Typen ist Encephalartos Gorceixianus von Kumi auf Euböa, einem berühmten Fundpunkt miozäner Pflanzen.

Trotz dieser deutlich wahrnehmbaren weiteren Abkühlung des Klimas war es zweifellos immer noch wärmer als jetzt bei uns, und insbesondere können die Winter nicht streng gewesen sein; daß kontinentale Winter nicht geherrscht haben können, beweist schon die Koniferenflora, von denen die Taxodieen (Sequoien, Glyptostrobus, Taxodium) uns schon aus dem Oligozän bekannt, vielleicht außer Taxodium solche klimatischen Verhältnisse ganz und gar nicht vertragen. Traten schon im Oligozän Arten auf, die sich von rezenten kaum unterscheiden lassen, so ist dies noch mehr im Miozän der Fall, wo sich z. B. in der Senftenberger Braunkohle Haselnüsse finden, die sich von unserer heimischen Corylus Avellana durchaus nicht unterscheiden lassen.

Im ganzen trägt auch die miozäne Vegetation durchaus den nordamerikanisch-ostasiatischen Charakter, den wir schon bei der Oligozänflora vorfanden; auch hier sind es die uns schon bekannten und andere Koniferen, die darauf hinweisen, ferner Magnolienreste, amerikanische Eichen und Walnußbäume, Liquidambar usw., die uns dieses Verhältnis auf Schritt und Tritt fühlbar machen. Wir können uns im einzelnen auf die Erwähnung einiger besonders häufiger vorkommenden Typen dieser Flora beschränken, zumal wir schon bei der Oligozänflora auf die miozäne häufig Bezug nehmen mußten.

Abb. 87.
Acer trilobatum, häufigster Ahorn des Tertiär (mit Pilzpusteln).
(Nach Schenk.)

Von den Amentazeen zeigt uns Abb. 88 ein Pappelblatt, Abb. 87 ein Blatt und eine Frucht von Acer trilobatum, der häufigsten und verbreitetsten Ahornart dieser Periode. Wassernußgewächse hatten wir schon früher erwähnt, Platanen, Linden kamen vor, Leguminosen usw. Interessant sind die an den sehr widerstandsfähigen Kernen der Weinbeeren leicht kenntlichen Spuren des Weinstocks, der damals noch bis nach Grönland hinauf reichte.

Dies letztere bringt uns auf eines der interessantesten Probleme der Erdgeschichte überhaupt, nämlich die Verhältnisse der Tertiärflora der Arktis und der Antarktis. Die Tertiärflora unserer Breiten reichte nämlich damals so weit nach Norden hinauf, daß dies auch, wenn wir für unsere Gegenden ein milderes Klima voraussetzen als heute, eine sehr auffallende und mit der Nähe des Pols nur schlecht in Einklang zu bringende Erscheinung bildet. Sequoien, Taxodien, Weinstock, Magnolien usw. kamen zur Miozänzeit in Grönland, in Spitzbergen, in Alaska, den neusibirischen Inseln, d. h. zum Teil weit nördlich des Polarkreises (bis 78° nördl. Breite) vor, ja sogar in Grinnelland (81° 44′ nördl. Breite) wuchsen Pflanzen, die auf ein etwa dem deutschen entsprechendes Klima hinweisen. Dieses floristische Problem hat schon viel Kopfzerbrechen verursacht und hat schließlich zu der Annahme einer anderen Lage des Pols Anlaß gegeben; auf dieses Problem der Polverschiebungen werden wir noch in der Schlußübersicht über die känozoische Flora

Abb. 88.
Populus latior, Miozän von Öningen.
(Nach Heer.)

zurückkommen. Auf der Südhemisphäre scheinen die Verhältnisse ungefähr analog gewesen zu sein.

Stellenweise hat schon die Miozänflora durch das zum Teil stärkere Hervortreten europäischer Elemente einen etwas „heimischeren" Anstrich, wie z. B. die Braunkohlenflora von Senftenberg in der Niederlausitz. In noch höherem Grade ist dies in den oberen Schichten des Tertiärs, dem Pliozän, der Fall, wo eine weitere Abkühlung des Klimas dieses etwa unserem heutigen gleich machte. Aber auch hier sind die nordamerikanischen Elemente noch sehr fühlbar; Liquidambar, Taxodium distichum, Glyptostrobus, die heute oft bei uns als Parkbaum gepflanzte Weimutskiefer (Pinus Strobus), Walnußbäume amerikanischer Verwandtschaft zeigen dies deutlich. Andererseits treten europäische Arten in weit stärkerem Maße hervor als früher. Die besonders gut untersuchte Pliozänflora aus der Umgegend von Frankfurt a. M., auf die sich auch die obigen Angaben beziehen, zeigt dies unzweideutig durch die Anwesenheit von Bergkiefern, Zirbelkiefern, Fichten, Haselnuß und Birke, in Arten, die den heutigen völlig gleich sind. Überhaupt ist die Pliozänflora aus heute noch lebenden Arten zusammengesetzt. Besonders interessant ist, daß in dieser Flora noch Ginkgo biloba vorkam; früher galt als letztes Vorkommen in Europa dasjenige von Sinigaglia in Italien (Miozän); hiernach war die sonderbare Ginkgo noch im Pliozän Bewohner Europas!

Die Pliozänfloren südlicherer Punkte, wie z. B. die von Meximieux in Südfrankreich, die der als Paläobotaniker sehr bekannte Marquis de Saporta bekannt gemacht hat, zeigen einen wesentlich südlicheren Anstrich wie die genannte Frankfurter Flora; die floristische Differenzierung scheint im Prinzip damals eine ähnliche gewesen zu sein wie heute, — wenn man von den damals noch vorhandenen nordamerikanischen Florenbestandteilen absieht. Bei Meximieux finden wir in der Silberpappel, Zitterpappel, Rotbuche, Eiche, Erle, Maulbeerbaum, dem gewöhnlichen Lorbeerbaum, Bergahorn, Buchsbaum und Oleander eine für Südeuropa durchaus typische Pflanzengenossenschaft, die durch Lorbeer, Oleander und besonders durch den Granatapfel, der heute im Mittelmeergebiet wild ist und viel angepflanzt wird, einen etwas mehr südlichen Anstrich erhält, als die Flora dieser Lokalitäten heute besitzt. Sehr auffallend ist aber der Gegensatz gegen die nördlicher gelegene Frankfurter u. a. Floren.

Wir hatten bei der Betrachtung der tertiären Flora bemerkt, daß seit dem Eozän fortschreitend sich eine allmähliche Abkühlung im Klima geltend machte, die langsam die an wärmere Klimate gewöhnten Florenelemente nach Süden abdrängte. Diese Abkühlung, die besonders gegen Schluß der Tertiärzeit immer fühlbarer wird, hat ihren Grund in dem Herannahen der Eiszeit, deren Einfluß sich ebenso in der tertiären Pflanzenwelt wie in der Tierwelt geltend macht. Von Norden, von Skandinavien her, rückte der Mantel der gewaltigen Inlandeismassen näher und näher, der die Verhältnisse Nord- und Mittel-Europas in so einschneidender Weise verändert und die Grundlagen zu den jetzigen gegeben hat; bis zu den deutschen Mittelgebirgen hin zog sich das ungeheure Gletschermassiv. Ihm ist auch zu „danken", daß die heutige Flora Mittel-Europas von den einst hier heimischen nord-amerikanischen und ost-asiatischen Elementen gründlich gereinigt worden ist. Die Pflanzen, die auf den allmählich vom Eise eingenommenen Gebieten ehemals heimisch waren, mußten notgedrungenerweise nach Süden ausweichen; dies war indes nur in ungenügendem Maße möglich, da sie

an den quer vorgelagerten deutschen Mittelgebirgen, die zum Teil selbst Gletscher zu Tale sandten, unüberwindliche Hindernisse vorfanden. So war alles der Vernichtung geweiht und für die spätere Flora des Gebietes verloren, was nicht nach Verschwinden des Eises wieder von Südosten, Süden, Westen und Südwesten, eventuell auch von Norden zuwandern konnte. So verfielen vor allem die schon erwähnten nordamerikanisch-ostasiatischen Typen dem Untergang; in Nord-Amerika, wo die weiten Ebenen der Prärien usw. ein Abwandern der Gewächse nach Süden ermöglichten, finden wir dagegen noch heute — wenn man so sagen darf — eine tertiäre Pflanzenwelt; die Taxodien, Sequoien — diese allerdings zum Teil auf dem Aussterbeetat stehend —, die Magnolien, gewisse Walnußbäume, Liriodendren gedeihen dort heute wieder wie vor Millionen von Jahren.

Es ist sehr interessant, zu beobachten, wie selbst *während* des Eiszeit noch der Kampf jener unserer Flora jetzt fremden Pflanzen mit den Unbilden der Eiszeit weiter tobte. Das Eis bedeckte nämlich nicht kontinuierlich während des ganzen Diluviums das von ihm zeitweilig eingenommene Areal, sondern es fanden starke Schwankungen, verschiedene große Vorstöße und Rückzüge des Gletschers statt, die von lange dauernden Zwischenperioden, sogenannten Interglazialzeiten, unterbrochen waren, von denen man bei uns meist zwei annimmt, entsprechend einer dreimaligen Vereisung Norddeutschlands. In diesen Interglazialzeiten ist das Klima — und zwar nicht nur bei uns, sondern auch in den Interglazialzeiten der Alpen, Karpathen usw. — lange Zeit hindurch auffallend mild gewesen, zum Teil augenscheinlich wärmer als bei uns jetzt, und es konnten sich größere Torflager bilden, deren Reste uns von der Pflanzenwelt dieser Perioden Kunde geben. Man findet nun in diesen Torfmooren Reste von mehreren Pflanzen, die heute unserer Flora fremd, sich als die letzten Nachzügler der einstigen nordamerikanischen Flora bei uns kennzeichnen und zum Teil erst der letzten Vereisung erlegen sind, die ihnen die letzten Zufluchtsstätten raubte. Hier ist besonders zu nennen *Brasenia peltata*, ein Seerosengewächs, deren glatte, runde Samen (oder die einer nahen Verwandten) sich vom Miozän ab finden, und die z. B. noch in dem berühmten interglazialen Torf von Klinge bei Kottbus vorkommen. Die Pflanze scheint während der Vereisung ein Asyl im westlichen Frankreich und Belgien gehabt zu haben, das sie aber während der letzten Vereisung anscheinend nicht mehr erreicht hat; da sie nicht wie die Wassernuß (*Trapa*, S. 102) im Tertiär südwärts der Alpen vorkam, wo sie zweifellos bis heute sich hätte halten können, so machte die letzte Vereisung ihrem Dasein bei uns ein Ende (Stoller). Heute findet sie sich in Afrika, Nordamerika, Ostindien, Japan und im subtropischen Australien. Ferner wurde (1905) die nordamerikanische Zyperazee *Dulichium spathaceum* im Interglazial von Dänemark gefunden, die dann auch bald in England und Deutschland entdeckt wurde. Schließlich ist auch interessant der Nachweis einer andern Angehörigen der Seerosenfamilie, der *Euryale ferox*, im Interglazial von Rußland, einer Pflanze, die heute in Bengalen durch China bis Japan zu Hause ist, also ein ostasiatisches Element der Interglazialflora bildet. Vielleicht sind die sechs in Irland, dem nördlichen Norwegen, den Hebriden usw. vorkommenden „nordamerikanischen" Pflanzen (*Eriocaulon septangulare* u. a.) Überbleibsel („Relikte") von Interglazialfloren; sie sind gewissermaßen eine dürftige letzte Spur des nordamerikanischen Florenelements in Europa.

Daß die Interglazialfloren zum Teil auf ein ziemlich mildes Klima weisen, hatten wir oben schon erwähnt; am auffälligsten sind hier einige Funde, die wir kurz erwähnen müssen. Zunächst: in der als Fundpunkt von interglazialen Pflanzen sehr bekannten Höttinger Breccie (bei Innsbruck) hat sich ein Rhododendron gefunden (Rh. ponticum, Abb. 89), das heute in Transkaukasien und Kleinasien heimisch ist und daher ein Repräsentant eines wärmeren Klimas ist, als es heute dort herrscht; auf ähnliche Verhältnisse deutet der Fund des tatarischen Ahorns (Acer tataricum) im Interglazial von Ingramsdorf bei Breslau; heute übersteigt dieser oft als Zierpflanze verwendete südosteuropäische Strauch nordwärts nicht die Leitha (Österreich); nach Par, auf den auch der vorige Fund zurückgeht, hätten auch im Interglazial der Karpathen analoge Verhältnisse geherrscht, und unzweifelhaft weist darauf auch die Flora des Interglazials von la Celle (Südfrankreich), wo die gemeine Feige (Ficus carica) und der Lorbeer (Laurus nobilis) und eine Leguminose (Cercis siliquastrum) wuchsen, die heute dort nicht mehr vorkommen.

Abb. 89.
Rhododendron ponticum, die pontische Azalle aus dem Interglazial von Innsbruck. (Nach Schenk.)

So milde und günstig für die Vegetation das Klima in den Interglazialzeiten war, wo der Eisrand weit im Norden lag und warme Luftströmungen von Süden, Westen und Südwesten her offenbar in ausgiebiger Weise an vielen Stellen das Klima beeinflußten, so eisig und kalt war es natürlich an denselben Stellen zu den Zeiten, wo das Eis es bedeckte, und ebenso kalt noch weithin in der Nachbarschaft des Eisrandes. Die Vegetation, die hier wuchs, entsprach natürlich durchaus diesen Verhältnissen; es waren arktische Pflanzen, wie wir sie teilweise auch in unsern Hochgebirgen wieder finden, klein, kümmerlich, dem Boden angedrückte Miniatursträucher, die auf diese Weise oder durch kurze Vegetationszeit dem ausdörrenden Eishauch der Winde und des Klimas zu widerstehen vermochten. Wir finden da Zwergweiden mannigfacher Art, die ein Unkundiger gar nicht für Sträucher ansehen würde; sich kaum über die Moospolster, die sie überziehen, erhebend, fanden sich an solchen Stellen auch in unserm Vaterlande die Polarweide (Salix polaris), ferner die ebenfalls zwerghaften Salix reticulata und herbacea, die Zwergbirke (Betula nana, Abb. 90, heute noch vielleicht als Überrest der Eiszeit auf einigen Hochmooren und Gebirgen Norddeutschlands vorkommend), ferner Erikazeen (Heidegewächse), jene überaus anspruchslosen, mit dem dürftigsten Sandboden oder mit dem gleichfalls so nahrungsarmen Hochmoorboden und seiner Torfmoosvegetation vorlieb nehmende Pflanzen. Von besonderer

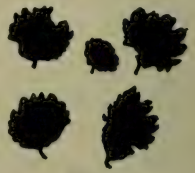


Abb. 90.
Betula nana. Blätter der Zwergbirke aus dem Diluvium. (Nach Potonié.)

Bedeutung ist für die Glazialflora noch Dryas octopetala, die achtblättrige Silberwurz (Abb. 91), deren krause Blätter sich sehr oft in glazialen Ablagerungen finden.

Nach dem endgültigen Rückzug des Eises begannen sich die frei gewordenen Landflächen wieder mit neu zuwandernder Vegetation von allen Seiten zu besiedeln; sehr bald fand Bewaldung statt, und zwar auch auf den sich in zahlreichen flachen Seen usw. entwickelnden Torfmooren, wo sich zum Teil ausgedehnte Waldmoore bildeten, die mit wachsender Anhöhung des Torfes in das Hochmoorstadium mit seiner sich schneller anhöhenden, nach allen Seiten weiter „fressenden" und unter sich alles erstickenden Torfmoosvegetation übergingen. Die Reihenfolge, in der die Bäume nach der Eiszeit bei uns erschienen, ist im allgemeinen immer die gleiche; zunächst kommen die Birken, fast gleichzeitig mit ihnen die Kiefer (Pinus silvestris); mit zunehmender Milde des Klimas dann die Eiche, in deren Gefolge sich andere Bäume und Sträucher einstellen, wie die Linde, Hainbuche, die Erle, Hasel usw., dann die Fichte und schließlich die Buche, der schönste heimische Laubbaum, der im äußersten Teil des stark vom kontinentalen Klima beeinflußten Ostpreußens auch heute fehlt. —

Abb. 91.
Dryas octopetala, lebend, charakteristische Glazialpflanze. (Nach Lindemann.)

Die Flora des Alluviums schildern, hieße die rezente Flora beschreiben und das gehört natürlich nicht in dieses Kapitel, sondern in das sich eng anschließende über die Pflanzengeographie. Alle in älteren Alluvialschichten (Torfmooren usw.) sich findenden Pflanzen existieren heute noch in unserer heimischen Flora, und dies gilt zum großen Teil auch von der diluvialen Flora, speziell von der interglazialen, die allerdings eine Anzahl heute nicht mehr in unserem Florengebiet einheimischer Elemente enthielt, wie wir oben sahen; indes sind alle Pflanzen des Diluviums auf der Nordhemisphäre noch heute lebend anzutreffen, es ist keine einzige darunter, die ausgestorben ist, wie wir solche noch aus der Pliozänflora kennen, jedoch auch aus dieser nur in geringer Anzahl. Allgemein kann man sagen, daß, je tiefer man in den Erdschichten hinuntergeht, um so mehr Elemente auftauchen, die die heutige Flora nicht mehr enthält; Schritt für Schritt können wir diesen Satz an der känozoischen Flora — von der mesozoischen (im paläobotanischen Sinne) natürlich ganz zu schweigen — beobachten, und umgekehrt: Je mehr wir uns der Jetztzeit nähern, desto mehr bekannte Gewächse tauchen auf.

Rückblick auf das Känozoikum der Pflanzenwelt.

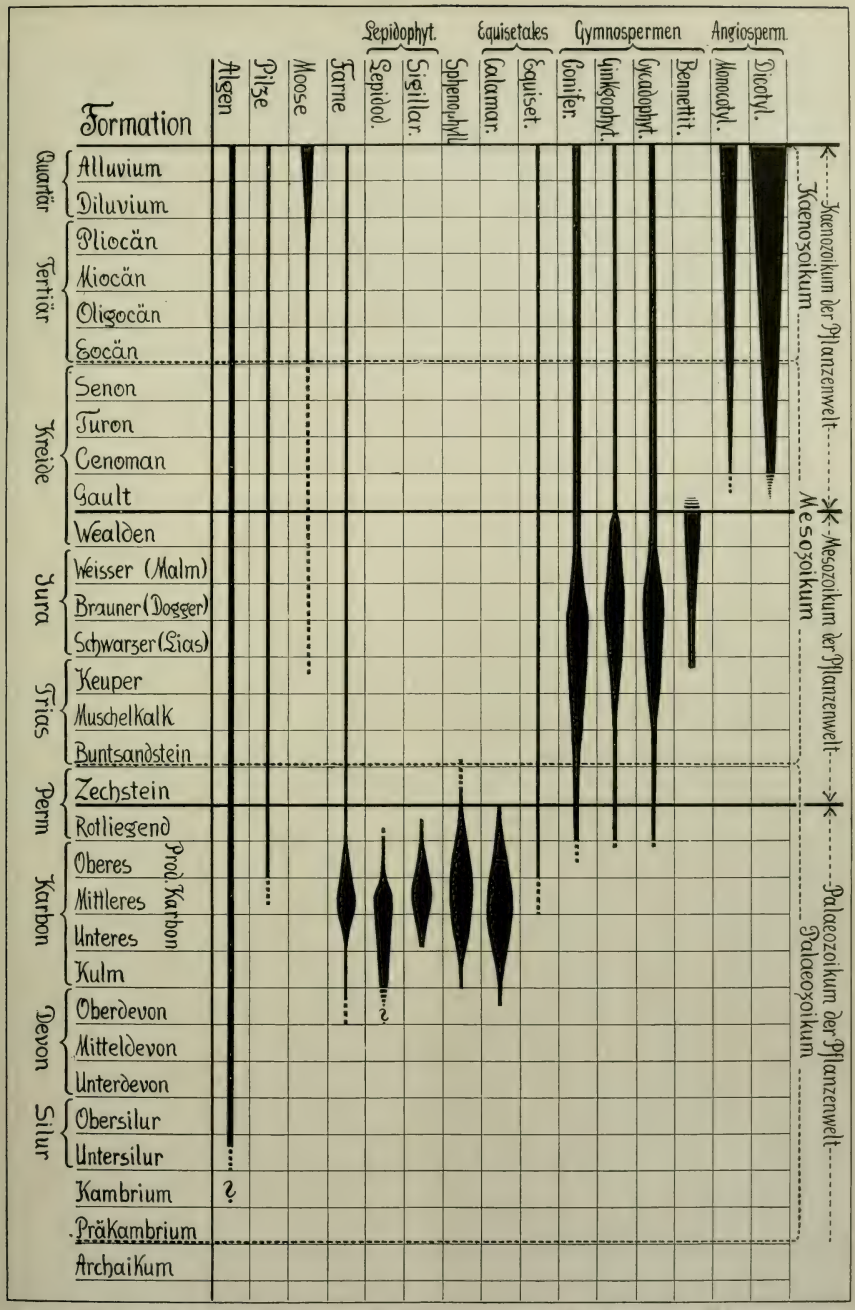
Obwohl an vielen Stellen der Erde sich der Anfang der Neuzeit des Pflanzenreichs in unzweideutiger Weise als mit der oberen Kreidezeit beginnend zeigt, sind wir in Wirklichkeit weit entfernt davon, genauer — soweit man in der Geologie mit ihren riesenhaften Zeiträumen von genaueren Zeitpunkten sprechen darf — die Periode anzugeben, bis wohin sich die Wurzeln der Dikotyledonen und Monokotyledonen verfolgen lassen. Denn es sind, wie wir sahen, im Urgon (Gault) Grönlands und aus ähnlichen Schichten Madagaskars, besonders aber aus der früher dem Neokom bzw. Wealden gleichgestellten Potomakformation zahlreiche Reste dieser Gewächse oder wenigstens der Dikotyledonen bekannt; wenn nun auch die Potomak-Angiospermen nach den jüngsten Untersuchungen von Berry etwa in die Gaultformation zu setzen sind, so wären sie damit allem Anschein nach doch noch früher erschienen als bei uns, wo sie erst im Cenoman auftreten. Wir hätten damit anscheinend zugleich die Sachlage, daß die Dikotyledonen an verschiedenen Stellen des Erdballs in ziemlich weit auseinander liegenden Perioden auftauchten.

Die phylogenetischen Anschlüsse der Angiospermen an frühere Gewächsgruppen sind unbekannt; so große Analogien auch gerade durch neuere Untersuchungen an den Bennettiteen, also Zykadophyten des Mesozoikums z. B. mit manchen Gewächsen der Policarpicae (Hahnenfußgewächse, s. S. 76) sich gezeigt haben, so sind doch dies eben weiter nichts als Analogien, und so großes wissenschaftliches Interesse diesen Parallelen entschieden zukommt, so kann man doch nicht aus dieser Parallele eine Fortsetzung der jüngeren Entwicklungslinie unserer höchst entwickelten Gewächse nach rückwärts machen.

In der Kreidezeit scheinen die Sympetalen, die zweite, höchstentwickelte Gruppe der Dikotyledonen erst eine untergeordnete Rolle gespielt zu haben; anscheinend treten sie häufiger erst mit dem Beginn des Tertiärs auf. Hiermit würde die Paläontologie die Forderung des späteren Auftretens dieser als der höher entwickelten Dikotylen bestätigt haben.

Von besonderem Interesse sind die klimatischen und pflanzengeographischen Fragen, die sich an die Flora des Känozoikums und insbesondere an die des Tertiärs anknüpfen. Schon im Jura, speziell gegen Ende dieser Formation konnte man deutlich auch an der Pflanzenwelt den Beginn einer klimatischen Differenzierung (S. 85) auf der Erdoberfläche beobachten, und, wenn auch die Kreideflora unserer und höherer Breiten noch ein relativ tropisches Gepräge zeigt, so weisen doch verschiedene Faktoren auf eine zunehmend sich ausprägende weitere Entwickelung in demselben Sinne; die starke Entwickelung der Abietineen in unseren Breiten, wo sogar im südlichen Schweden zur oberen Kreidezeit eine Kiefer aus derselben Gruppe wie unsere Pinus silvestris (P. Nathorsti Conw.) als herrschender Waldbaum aufgetreten zu sein scheint, ferner die deutliche Ausprägung der Jahresringe bei uns im Gegensatz zu gleichalterigen Bäumen in den Tropen und überhaupt südlichen Breiten sprechen in diesem Sinne.

Obwohl in der Tertiärflora diese Entwickelung ihren normalen Gang im allgemeinen weitergegangen zu sein scheint, worauf das Schwinden der Palmen nördlich



Graphische Darstellung des Auftretens und Verschwindens der wichtigsten Pflanzengruppen im Laufe der Erdperioden

Die relative Häufigkeit ist durch Anschwellungen der Linien angedeutet. Punktierung derselben Linien bedeutet zweifelhaftes Vorkommen oder allmähliches Verschwinden. Die Grenzlinien der großen Epochen der Pflanzenwelt sind durch dicke Horizontallinien, die der großen Epochen im allgemeinen durch dick punktierte Horizontallinien angegeben

Original-Zeichnung von Wolf-Maage

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

des heutigen Alpengebiets mit der Oligozänzeit, in dem Auftreten von Frostspuren an miozänen (und pliozänen) Gewächsen hinweist, ferner die Dürftigkeit der Pliozänflora gegen die der vorhergehenden Periode, so bietet sich doch in den Verhältnissen der Miozänflora der Arktis — und auch der Antarktis — eine Schwierigkeit, auf die wir schon früher (S. 107) hingewiesen hatten. Die Grönländische Miozänflora (70° nördl. Breite) entspricht etwa der unsrigen und weist auf eine mittlere Jahrestemperatur von etwa 10°, die von Grinnelland (81° 44′) und Spitzbergen (78°) auf ein Klima wie das heutige des mittleren Deutschlands; auf der Südhemisphäre kennen wir von 64° südl. Breite an (Seymour-Insel) Araukarien und andere Pflanzen, die teils subtropischen, teils temperierten, meist solchen des nördlich davon gelegenen heutigen Südamerikas entsprechen. Selbst wenn wir eine um mehrere Grade höhere Temperatur im Miozän bei uns annehmen als heute, so würde doch das keineswegs ausreichen, um die floristischen Verhältnisse der polnahen Arktis damals zu erklären. Man hat daher angenommen, daß der Pol eine andere Lage gehabt habe wie heute. Neumayr verlegte den Pol um 10° gegen das nordöstliche Asien zu; „bei einer solchen Lage des Poles würde keine der Pflanzenfundstellen nördlicher als 73° liegen; es würde sich erklären, warum die Fundorte in Alaska, Sachalin usw. ein verhältnismäßig entschieden nordischeres Gepräge tragen als diejenigen auf Spitzbergen und Grönland. Ebenso würde sich damit in Einklang bringen lassen, daß im Pliozän Japans die Pflanzen einem kühleren Klima entsprechen als heute.“ Sehr wichtig war in dieser Frage der Nachweis von seiten Nathorsts, daß auch die vorpliozäne Tertiärflora Japans auf ein kühleres Klima hinweist als die entsprechende Deutschlands und Grönlands. Nach Nathorst hätte der Pol damals etwa unter dem jetzigen 70.° nördl. Breite und 120.° östlicher Länge von Greenwich im östlichen Asien gelegen. Ob es so oder ähnlich gewesen ist, läßt sich vorderhand mit positiver Gewißheit nicht sagen, jedenfalls haben wir bis auf weiteres keine bessere Erklärung für diese eigenartigen floristischen Verhältnisse, die unseren Begriffen von der heutigen Arktis so gar nicht entsprechen; auch die Astronomen haben im Prinzip gegen die Theorie der Polverschiebungen nichts einzuwenden.

Die Verteilung der Pflanzenwelt auf der Erdoberfläche war seit dem Oligozän ungefähr anscheinend prinzipiell ganz ähnlich wie heute, nur daß wegen des milderen Klimas viele Pflanzen viel weiter nördlich, bzw. südlich (auf der Südhemisphäre) vorkamen als heute. Der Gegensatz, der heute zwischen der mitteleuropäischen und nordamerikanischen sowie ostasiatischen Flora besteht, mit der sie im Tertiär so viel Berührungspunkte hatte, rührt, wie wir schon sahen, von den Einwirkungen der Eiszeit her, die diesen Pflanzen, die später keine Gelegenheit hatten, wieder zuzuwandern, den Garaus gemacht hat. Wir hatten weiter gesehen, daß der Nachweis von australisch-neuholländischen Florenelementen in unserer Tertiärflora sich nicht einwandfrei nachweisen läßt, was man entschieden verlangen müßte, um ein dem heutigen so diametral entgegengesetztes Verhältnis anzunehmen. Seit dem Tertiär und zum Teil schon viel früher hat die zirkumpolare, von den Polen nach allen Seiten ausstrahlende Verbreitung bei vielen Gewächsen eine hervorragende Rolle gespielt (bei den Abietineen z. B. seit dem Jura), und diese Annahme ist sowohl für das Verständnis der heutigen wie der tertiären Flora von großer Bedeutung. Die Proteazeen, die Mitglieder unserer Tertiärflora gewesen sein sollen, haben heute noch eine zirkumpolare Ver-

OCT 1 1912

breitung auf der Südhemisphäre (australisches Gebiet, Südafrika, Südamerika) und sind im Tertiär bis 64° südl. Breite (Seymour-Insel) nachgewiesen. Daß es mit den Araukarien ähnlich war, beweisen ebenfalls die Funde auf der Seymour-Insel und auf der Kerguelen-Insel; vielleicht haben sie darnach im Tertiär Südafrikas existiert. Näheres hierüber muß erst die Zukunft ergeben.

Berichtigung.

Seite 36, Zeile 21 von oben, S. 38, Z. 10 von unten, S. 39, Z. 18 v. o., S. 42, Z. 9 v. o., S. 43, Z. 4 v. o., S. 46, Z. 1, 4 v. o., ist unter Taf. I, Taf. Waldmoor der Steinkohlenzeit zu verstehen.

Verzeichnis einiger paläobotanischer Literatur.

Berry, E. W., The lower cretaceous Floras of the world. The Flora of the lower cretaceous. Beides in Maryland geological Survey 1911. p. 99 ff., p. 211 ff.

Brongniart, A., Histoire des végétaux fossiles. Band I, 1828—1837; Band II, 1837—1838 (unvollendet). — Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles in Dictionn. sciences natur. LVII, p. 16. 1828.

Conwentz, H., Die Angiospermen des Bernsteins. Danzig 1886. — Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig 1890.

Feistmantel, O., Fossil Flora of the Gondwana-System. Vol. I—IV. 1880—1886.

Heer, O., Flora fossilis artica. 7 Bände. Zürich 1868—1883.

Nathorst, A. G.. Mém. sur quelques traces d'animaux sans vertèbres etc. Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Band XVIII, Nr. 7. 1881. — Contributions à la flore fossile du Japon. Ebenda Band XX, Nr. 2. 1883. Ferner viele Abhandlungen desselben Verfassers; in den letzten Jahren besonders auch über Bennettiteen in den Abhandl. der Königl. Schwed. Akademie der Wissensch.

Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie. 1897—1899. Ferner: Bearbeitung der fossilen Pteridophyten in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. I, 4. Abtlg. 1902. Auch Herausgeber von: Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste, bisher erschienen Lief. I—VII, à 20 Arten, 1903—1910, unter Mitwirkung anderer Fachgenossen.

Renault, B., Cours de botanique fossile. 4 Bände. Paris 1881—1885.

Saporta, Marqu. G. de, Paléontologie française. 4 Bände. Paris 1872—1891. — Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme. Paris 1879. Und andere Werke desselben Autors.

Schenk, A., Paläophytologie. Band II von Zittels Handbuch der Paläontologie. 1879—1890. (Der erste kleinste Teil von Schimper.) Außerdem zahlreiche Abhandlungen desselben Autors.

Scheuchzer, J. J., Herbarium diluvianum. 1709.

Schimper, W. Ph., Traité de Paléontologie végétale. 3 Bände und Atlas. 1869—1874. u. a. m.

Scott, D. H., Studies in fossil Botany. I. Aufl. 1900. II. Aufl. zweibändig, 1910 (meist anatomisch untersuchte Reste aus den Torfdolomiten oder coal-balls des Karbons).

Seward, A. C., Fossil plants. Band I, 1898, Band II, 1910.

Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie. 1887. Ferner zahlreiche Abhandlungen des Verfassers.

Stur, D., Carbonflora der Schatzlarer Schichten. Abhandl. der k. k. Geol. Reichsanst. XI. 1885—1887 u. a. m.

Wieland, G. R., American fossil cycads. Carnegie Instit. of Washington. 1906.

Williamson, W. C., Organisation of fossil plants of the coal-measures. 1871—1893. (19 Teile.)

Zeiller, R., Flore fossile du bassin houiller de Valenciennes. Paris 1886—1888. — Éléments de paléobotanique. Paris 1900; und zahlreiche Abhandlungen desselben Verfassers.

Ferner viele Abhandlungen, die meist in Zeitschriften zerstreut sind, außer den obengenannten auch von Unger, Ettingshausen, Göppert, Krasser, Kidston u. a. m., die hier nicht aufgeführt werden können. Die obengenannten Handbücher und Lehrbücher sind leider sämtlich (bis auf den 2. Band der Sewardschen Fossil plants und die allerdings nicht als eigentliches Lehrbuch brauchbaren Studies in fossil Botany von Scott) veraltet, da in den 12 Jahren seit dem Erscheinen von Zeillers vorzüglichen Éléments de paléobotanique die Paläobotanik gewaltige Fortschritte gemacht hat.

Pflanzengeographie

von

Dr. R. Pilger

Die heutige Flora als das Produkt ihrer Entwicklung.

Die Pflanzenwelt, die mit ihrem blühenden und grünenden Kleide die Erde bedeckt, ist das Produkt einer langsamen und stetigen Entwicklung, die auch heute nicht stillsteht, wie es leicht dem Auge des kurzlebigen Menschen erscheint. Wenn draußen ein neuer Frühling aufblüht, so wiederholt sich ein Schauspiel, das wir seit langem gewohnt sind; dieselben Pflanzen wie in den anderen Jahren treiben hervor, dasselbe junge Grün schmückt den Frühlingswald. Was vergeht und zerfällt, ist nur das Individuum; der Typus, die Art ändert sich nicht, sie ist — wie es scheint — unsterblich und wird nur immer mit neuem Gewande bekleidet. Soweit wir zurückblicken können in der Geschichte der Menschen, sind die Arten gleich geblieben; der heilige Feigenbaum der altindischen Mythologie wölbt noch heute seine domförmige Krone, dieselbe Lotusblume, die wir so oft auf altägyptischen Darstellungen sehen, bevölkert afrikanische Gewässer, und derselbe Ölbaum grünt heute wie damals in Attika. So war es nicht verwunderlich, daß die älteren Botaniker im Wirrsal der organischen Formen in der Art das Konstante fanden. Linné nahm an, daß die Art für alle Zeiten konstant sei, ein unveränderlicher Typus von Anbeginn organischen Lebens auf der Erde her; die Aufgabe des Botanikers sollte nur sein, die Arten herauszufinden und ins System zu fügen. Vorhanden in der Natur waren sie schon, sicher voneinander getrennt, wenn auch variierend, es handelte sich nur darum, sie zu erkennen. War nicht hier vielleicht der Wunsch der Vater des Gedankens? Linné's Verdienst ist es, nach bestimmten Prinzipien ein System der Pflanzen geschaffen, Ordnung in das Chaos der Formen gebracht zu haben. Eine wirklich dauernde Ordnung schien unmöglich, wenn es nicht etwas gab, das als rocher de bronce dastand: die Art in der Natur. Diese Lehre fiel, heutigentags zweifelt niemand mehr daran, daß die Art in ihrer Weise ebenso sterblich und veränderlich ist wie das Individuum, daß Arten aussterben und vergehen, und daß neue Arten sich entwickeln. Das ist natürlich nur bildlich zu verstehen; in Wirklichkeit ändern sich nur die einzelnen Charaktere, die an den Individuen zutage treten. Dieser Erkenntnis konnten sich die Forscher des vorigen Jahrhunderts nicht länger verschließen. Wir sehen einzelne Arten oder Gattungen in einen Schwarm von Formen zerspalten, zwischen denen Grenzen kaum zu ziehen sind, die variierend in einander übergehen, während andre Arten streng getrennt für sich stehen. Die ersteren sind im Stadium der Formenbildung begriffen, noch ungeklärt stehen die Formen, durch Übergänge verbunden, neben einander. Sterben die Zwischenglieder aus, so werden die übrig gebliebenen weiter getrennt und ergeben die sogenannten guten oder scharf getrennten Arten.

Wichtiger als diese mehr theoretischen Ergebnisse wirkten aber auf die phylogenetischen Anschauungen ein die Funde der fossilen oder versteinerten und verkohlten Reste von Pflanzen und Tieren aus früheren Erdperioden, die, seit langem bekannt

und verkannt, im vorigen Jahrhundert in der Paläontologie ihre Bearbeitung fanden. Vor den Augen der Forscher erstanden aus jenen spärlich erhaltenen Resten organische Gebilde, Tiere und Pflanzen, die heute von der Erde verschwunden sind. Eine andere Welt von Organismen bevölkerte in früheren Perioden die Erde, ehe sie der Mensch betrat, seltsame Formen organischen Lebens, die heute noch in ihren erhaltenen Resten unser Staunen und Schaudern erregen. Und doch sind sie mit den heutigen Geschöpfen verwandt, sind die Vorfahren ihres Geschlechts. Sie müssen also mit ihrem ganzen Stamm, nicht nur mit ihren zeitlich begrenzten Individuen dahin geschwunden sein auf Nimmerwiederkehr oder sich zum Teil im Laufe der Generation in die heute lebenden Geschlechter umgewandelt haben. Die Art ist also nicht unsterblich, sie vergeht oder wandelt sich wie das einzelne Individuum. Mit der naturwissenschaftlichen Erforschung dieser Tatsachen war der Boden für die Lehre Darwins bereitet, für die Theorie von der Evolution oder Deszendenz. Sie besagt, daß im Pflanzen- wie im Tierreich eine allmähliche Entwicklung stattfindet, daß im Laufe der Zeiten aus einer Grundform differente Formen hervorgehen, daß sich dann bei weiterer Entwicklung die Wege immer mehr trennen, die Formen also der Grundform und einander selbst immer unähnlicher werden. Die Zwischenformen sterben aus, wir haben meist nur die Endformen vor uns und müssen die Zwischenglieder uns konstruieren, so daß die Annahme einer näheren Zusammengehörigkeit häufig willkürlich ist und verschiedene Deutungen zuläßt. Fossil sind meist nur wenige von den ausgestorbenen Vorfahren und Zwischengliedern erhalten, so daß uns die Paläontologie bei der Konstruktion des Stammbaumes des Pflanzenreiches meist im Stich läßt. Die nähere oder entferntere Zusammengehörigkeit der Formen muß meist nach der Ähnlichkeit der jetzt lebenden Entwicklungszustände erschlossen werden. Wir reden hier von näherer Zusammengehörigkeit im System der Pflanzen und meinen die wirkliche Verwandtschaft der Formen. Es ist ja gerade der hohe theoretische Vorzug der Evolutionslehre, daß sie uns die wirkliche Verwandtschaft der Pflanzenarten verständlich macht. Wenn wir annehmen, daß alle Arten konstant sind, nicht ineinander übergehen oder von einander abstammen, so können wir ohne jede weitere Beziehung nur von ihrer Ähnlichkeit, nicht von ihrer Verwandtschaft reden. So aber, wenn wir die Veränderlichkeit der Arten erwiesen sehen, können wir annehmen, daß Arten oder Gattungen, die in vielen wichtigen Charakteren mit einander übereinstimmen, auch wirklich von einander oder von verwandten Formen abstammen, daß sie in genetischen Beziehungen zu einander stehen; das Wort Verwandtschaft gewinnt einen tieferen Sinn, der sich in der Phylogenie oder Stammesgeschichte ausdrückt. Das System der Pflanzen, phylogenetisch genommen, soll nun zugleich die Stammesgeschichte ausdrücken, die Formen möglichst zusammenbringen, die in engeren genetischen Beziehungen zu einander stehen. Ein Ziel, aufs innigste zu wünschen, dessen Erreichung jedoch leider nicht möglich ist, da wir, wie gesagt, auf die heutige Pflanzenwelt angewiesen sind und uns die Zwischenglieder fehlen.

Die zweitwichtigste Folgerung aus der Deszendenztheorie ist eine Evolution (allmähliche Entfaltung) vom Einfacheren zum Vollkommeneren. Die ersten Lebewesen waren einfacher Natur, so etwa, wie wir sie auch noch heute bei den niederen Kryptogamen sehen, die wir daher an den Anfang des Systems stellen; mit der weiteren Entwicklung wurden die Organismen komplizierter, die einzelnen Organe für ver-

schiedene Funktionen ausgebildet. Eine einzellige Alge vollzieht alle Lebensfunktionen mit ihrer einzigen Zelle, Ernährung, Wachstum, Vermehrung; die höheren, später entstandenen Organismen haben für diese Verrichtungen bestimmte Organe und gingen in ihrer Entwicklung verschiedene Wege, wobei die verschiedenen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches entstanden. Erfolgte somit eine Hinaufentwicklung, so müssen die fossilen Reste vergangener Erdperioden uns eine Flora zeigen, die auf einer geringeren Stufe der Evolution steht, die Organisationen, die heute in Blüte sind, uns gewissermaßen als Skizze, als Versuch zeigen. Das ist in der Tat der Fall. Heutigentags beherrschen im wesentlichen die Angiospermen oder Bedecktsamigen das Bild der Vegetation; sie zeigen, besonders in der Art der Fortpflanzung, den kompliziertesten Bau und treten in der Erdgeschichte am spätesten auf.

Geht also die Entwicklung unaufhaltsam vorwärts, ist niemals ein Stillstand im weiteren Ausbau der Organismenwelt vorhanden gewesen, so dürfen wir auch nicht annehmen, daß es heutigentags der Fall ist; auch die heutige, uns so vertraute Flora stellt nur einen Ausschnitt aus der Geschichte der Organismenwelt dar und wird sich modeln oder untergehen. Wer kann sagen, wohin die Ziele der Entwicklung weisen?

I.

Die Besiedelung des Standortes und die Veränderung der Vegetation; Inselfloren.

1. Veränderung von Formationen.

Die Änderungen der Arten und Gattungen sowie die Änderungen von Floren in ihrer Zusammensetzung gehen äußerst langsam vor sich; in der Geschichte der Pflanzenwelt ist mit unermeßlichen Zeiträumen zu rechnen. So sind diese Veränderungen im allgemeinen nicht zu erkennen und zu verfolgen; die ganze Vegetation einer Gegend scheint, wenn der Mensch nicht störend eingreift, in Ruhe zu sein. Wald und Wiese, Sumpf, Moor und Heide mit ihren charakteristischen Pflanzenformen behaupten ihr Gebiet gegeneinander; in den Alpen folgt Laubwald und Nadelwald, Matte und Felsvegetation regelmäßig aufeinander. Die Genossenschaften von Pflanzenformen haben sich an bestimmte Bedingungen des Klimas und des Bodens angepaßt und sind in ihrem Gebiet siegreich gegen Eindringlinge, die, weniger angepaßt, ihnen nicht gewachsen sind.

Der Kampf aller gegen alle besteht freilich immer fort, trotz aller scheinbaren Ruhe. Die Pflanzen produzieren gewöhnlich große Mengen von Samen, von denen nur ein verschwindend kleiner Teil Aussicht hat, zur Keimung zu kommen und erwachsene Individuen zu bilden; dann sind noch vielfach Organe vorhanden, die die Pflanzen auf ungeschlechtlichem Wege verbreiten und vermehren, wie Knollen, Zwiebeln

und Ausläufer. So steht jedes Individuum schon mit den Artgenossen im Wettbewerb, um Raum zu seiner Entwicklung zu gewinnen, dann mit den anderen Arten in der Genossenschaft. Am heftigsten wird der Kampf sein dort, wo zwei solcher Formationen aneinander grenzen; eine geringe Änderung in den Lebensbedingungen, z. B. in der Feuchtigkeit kann einer Genossenschaft das Übergewicht verleihen und sie die andere verdrängen lassen. Auf diese Weise können in verhältnismäßig kurzer Zeit verschiedene Genossenschaften einander in der Besiedelung desselben Bodens ablösen. Kleinere Seen Norddeutschlands verlanden, indem Schilf und Binsen vom Ufer aus immer weiter in den See hinaus vordringen; dieses Röhricht bereitet den Boden für die Vegetation der sauren Wiesen, die mit Riedgräsern bestanden sind; haben sie eine Zeitlang geherrscht, so machen sie, wenn der Boden nicht mehr stark sauer ist, den echten Gräsern Platz, und an Stelle des Sumpfes ist eine Wiese entstanden.

Abb. 1.
Oenothera biennis in Blüte und Frucht. (Aufnahme von G. Urff.)

2. Einwanderung von Adventivpflanzen und Ankömmlingen.

Schnellere Änderungen in der Zusammensetzung von Pflanzengenossenschaften ergeben sich öfters durch das Eindringen von Adventivpflanzen und Einwanderern aus fremden Ländern, die meist von Menschen eingeschleppt werden. Gewöhnlich haben diese Gäste nur eine geringe Ausdauer, da sie den einheimischen, angepaßten Formen nicht gewachsen sind; ein Beispiel dafür sind die Adventivpflanzen, die mit der Wolle, mit Getreide, Kaffee usw. eingeschleppt, in der Nähe von Mühlen, Häfen, Wollkämmereien gelegentlich auftreten und bald wieder verschwinden. Solche sind unter anderen in Norddeutschland Eragrostis caroliniana, Phalaris paradoxa, Panicum colonum, Panicum capillare. Andere Ankömmlinge gewinnen in kurzer Zeit eine große Verbreitung, gehen dann aber ebenso schnell wieder zurück, weil sie auf die Dauer nicht

allen Bedingungen entsprechen. Hierher gehört z. B. die gelbblühende Polemoniazee, Collomia grandiflora, die aus dem nordwestlichen Amerika stammt und seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts in Deutschland gelegentlich in großen Mengen auftrat. Dann gibt es aber eine nicht geringe Zahl von Einwanderern, die vollständig Bürger ihrer neuen Heimat werden, und die man durchaus für autochthon oder ureingesessen halten würde, wenn sich ihre Einwanderung nicht nachweisen ließe. Sie hatten in der alten Heimat noch nicht die Grenze ihrer natürlichen Verbreitungsfähigkeit erreicht und waren nur durch äußere Hindernisse in der weiteren Wanderung gehemmt worden. Das gilt besonders für Ankömmlinge aus Nordamerika, die in Europa heimisch geworden sind. Einer der ältesten von ihnen ist die bekannte gelbblühende Nachtkerze, Oenothera biennis, die seit dem Anfang des 17. Jahrhunderts in Europa bekannt, nunmehr an Bahndämmen auf Sandflächen usw. weit verbreitet ist. Sie hat in Europa bestimmt unterschiedene Varietäten ausgebildet, eine charakteristische Form z. B. auf den Sanddünen der Nordseeinseln. Ferner gehört hierher die Wasserpest, Elodea canadensis, die, in nordamerikanischen Flüssen heimisch, im vorigen Jahrhundert in Norddeutschland eine solche Verbreitung fand, daß sie Flüsse und Kanäle manchmal völlig erfüllte und der Schiffahrt hinderlich wurde. Aus dem wärmeren Amerika haben sich im Mittelmeergebiet zwei Pflanzen derart eingebürgert, daß sie von dem Landschaftsbilde unzertrennlich geworden sind; es sind dies die sogenannte hundertjährige Aloë, Agave americana, die aus der gewaltigen Rosette dickfleischiger Blätter nur einmal den hohen Blütenstand erzeugt und dann abstirbt, und der Feigenkaktus,

Abb. 2.
Vegetationsbild von der Riviera mit Opuntien und Agaven.
(Nach einer photographischen Aufnahme.)

Opuntia ficus indica, mit seinen dickfleischigen, blattförmigen großen Gliedern.

Umgekehrt sind zahlreiche Arten, besonders aus dem Mediterrangebiet, nach den Pampas von Südamerika eingewandert und haben dort manchmal auf weite Strecken die heimische Vegetation fast verdrängt, so z. B. Xanthium spinosum, Cynara cardunculus, Lappa, Silybum marianum, Lolium perenne, Hordeum murinum; die Flora der Umgebung von Buenos Aires setzt sich zum größeren Teil aus solchen eingewanderten Arten zusammen. In Deutschland haben wir nicht nur aus Amerika, sondern auch aus dem Osten Einwanderer in neuerer Zeit erhalten. Hierher gehört die strahlenlose Kamille, Chrysanthemum suaveolens (Matricaria discoidea), die aus dem östlichen Asien und westlichen Nordamerika stammt und sich in Deutschland seit ungefähr 1850 als Flüchtling aus den botanischen Gärten verbreitet hat; heute ist sie in vielen Gegenden an Wegrändern und auf trockenen Weiden sehr häufig. In gleicher Weise hat sich die im südlichen Sibirien und in der Mongolei heimische Impatiens parviflora verbreitet, die sich von ihrer schönen heimischen Schwester, Impatiens nolitangere, durch die kleinen Blüten unterscheidet; sie ist in Parks, Gärten und Gebüschen bei Berlin und anderswo ein massenhaft auftretendes Unkraut geworden. Das sind nur wenige Beispiele, die sich für alle Länder leicht vermehren ließen und zeigen, daß die natürliche, ursprüngliche Verbreitung nicht immer die Grenze der Verbreitungsmöglichkeit darstellt.

3. Besiedelung von Neuland.

Im vorstehenden sind bisher die Veränderungen erwähnt worden, die in Geländen sich zeigen, die schon von einer bestimmten Genossenschaft besetzt sind; nur selten und in kleinem Umfange ist heutigentags Gelegenheit geboten, das Einwandern der Pflanzen in völlig unbewohntes Neuland zu beobachten. Durch Dünen- oder Marschbildung wird junges Land gewonnen, das allmählich durch verschiedene Pflanzengenossenschaften nach einander besiedelt wird, bis eine verhältnismäßige Ruhe eintritt; durch Brand oder durch einen Erdrutsch im Gebirge können kleinere Strecken freigelegt werden. Das alles ist im ganzen von geringer Bedeutung. Lassen wir aber unseren Blick in der Erdgeschichte zurückschweifen, so sehen wir gerade in unseren Gebieten des alten Europas in der Eiszeit gewaltige Veränderungen sich abspielen; große Strecken Landes wurden mit Eis vom Norden und von den Gebirgen her bedeckt und verloren völlig ihre Vegetation. Nachdem das Eis wieder zurückgetreten war, war Neuland für die Besiedelung geschaffen; in ausgedehnten Wanderzügen ergriffen die Pflanzen nach ihrer Anpassungs- und Verbreitungsfähigkeit von ihm Besitz und modelten sich auch nach den neuen Bedingungen. Es entstand so die Flora, die heute Mitteleuropa besiedelt, wie noch späterhin näher ausgeführt werden soll, und ein allmählicher Ausgleich trat ein, bis sich die heutigen Formationen gegen einander abgrenzten. Das alles spielte sich langsam in langen Zeiträumen ab, aber vor unserem geistigen Auge drängen sich die Vorgänge zusammen und geben uns ein Bild von Wanderung und Kampf um die Daseinsmöglichkeiten, wie es großartiger nicht gedacht werden kann.

Einmal war jedoch auch heutigentags Gelegenheit gegeben, die Besiedelung von Neuland in etwas größerem Maßstabe zu beobachten, als nämlich im Jahre 1883 die ungeheuren Ausbrüche eines anscheinend erloschenen Vulkans die Krakatauinseln

in der Sunda-Straße zwischen Java und Sumatra erschütterten. Die gesamte Vegetation der einstmals grünenden Inseln wurde durch Asche und Lava vernichtet, und es blieb nur das trostlose Bild einer völlig unbewohnten Wüste.

Nicht lange jedoch dauerte es, bis die ersten Pioniere der Pflanzenwelt wieder Fuß faßten, und heute sind die Inseln aufs neue mit einer dichten Pflanzendecke bekleidet. Die Neubesiedelung wurde besonders von dem holländischen Botaniker Melchior Treub und später von dem Schweizer A. Ernst studiert. Ein anziehendes Problem lag vor: Wie kann ein vulkanisches Eiland von beträchtlicher Höhe, das durch Meeresarme von bedeutender Breite von den benachbarten Gebieten getrennt ist, von

Abb. 3.
Samoa, Sawaii-Insel; die gesamte Vegetation (besonders Kokos-Palmen) ist hier durch den Lavastrom vernichtet.
(Aufnahme von F. Vaupel.)

diesen eine Vegetation entlehnen? Und wie ist die Folge der einwandernden Pflanzen? Drei Jahre nach der Katastrophe besuchte Treub zum ersten Male die Insel und fand nicht nur die Küste schon von neuem besiedelt, sondern bis ins Innere hinein, bis zum Gipfel des Berges waren auf verschiedenem Wege Ankömmlinge vorgedrungen. Die ersten Einwanderer waren anspruchslose Gesellen, blaugrüne Algen zusammen mit Bakterien und Kieselalgen gewesen, die den Boden vorbereiteten für die Keimung der Sporen von Moosen und Farnen, die ebenso wie einige leichte Phanerogamensamen vom Winde hergetrieben wurden. Die Farne überwogen im Inneren. An der Küste fanden sich einige Vertreter der indo-malaiischen Strandflora, deren Samen die Meeresströmungen hinbewegt hatten. In rascher Folge wuchs nun die Zahl und Menge der Ankömmlinge, wie spätere Besuche der Insel zeigten, so daß jetzt stellenweise eine üppige

Vegetation entwickelt ist. 137 Pflanzenarten konnten bis 1906 festgestellt werden; an Zahl vermehrten sich späterhin besonders die Phanerogamen, von denen 1906 schon 92 Arten vorhanden waren, unter ihnen auch eine Anzahl von Bäumen. Auch bestimmte Pflanzengenossenschaften, ähnlich denen der malaiischen Gebiete, haben sich schon herausgebildet, wenn auch ihre Entwicklung noch nicht den Abschluß erreicht hat.

Sowohl die Besiedler der Küste wie die der Berge des Inneren sind Arten, die in den Tropen oder wenigstens im indo-malaiischen Gebiet auch sonst weit verbreitet sind; ihr Vorkommen auf dem neuentstandenen Gebiet verdanken sie der Anpassung ihrer Früchte oder Samen an einen leichten Transport über weitere Entfernungen.

4. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen.

So gibt uns die Besiedlung der Krakatauinseln zugleich eine anschauliche Übersicht über die Verbreitungsmittel der Pflanzen, die ihnen dazu helfen, ihren Standort zu behaupten oder bei günstigen Bedingungen ihr Gebiet auszudehnen.

a) Verbreitung durch Meeresströmungen. Die Vegetation der flachen Küsten der kälteren Länder ist meist nur von geringer Entwicklung; reicher ist die Küstenbesiedlung in den Tropen, und die Meeresströmungen spielen hierbei eine bedeutende Rolle durch den Transport solcher Samen und Früchte, die einmal längeres Verweilen in Salzwasser vertragen können und dann besondere Anpassung an Schwimmfähigkeit zeigen; man nennt sie Driftsamen. Viele von ihnen haben besondere große Lufträume, wie z. B. die Steinkerne der tropischen Rubiazee Morinda citrifolia: die Frucht ist fleischig, die saftigen Gewebe gehen aber bald im Wasser zu Grunde; der kleine Same füllt nun nur ein schmales Fach im Steinkern aus, während dieser sonst von Luft erfüllt ist; somit ist eine Art Schwimmblase als besondere Anpassung für den Transport vorhanden. Das bekannteste Beispiel für die Driftfrucht ist die Kokosnuß, deren Schwimmfähigkeit die Verbreitung dieser Palme über die Küstengebiete der Tropen der Alten Welt und über die Korralleninseln Polynesiens ermöglicht und sie auch bis an die Küsten der Neuen Welt geführt hat. Ihr vielfacher und großer Nutzen macht sie zum wichtigsten Gewächs der Südseeinseln. Die großen Früchte besitzen eine mächtige, luftreiche Faserhülle und haben so ein geringes spezifisches Gewicht; zugleich hält das Schwimmgewebe die Luft sehr zähe fest und hindert das Eindringen von Meerwasser.

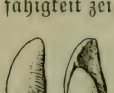


Abb. 4. Steinkern der Frucht von Morinda citrifolia.

Neben der Kokospalme besiedelt besonders Pandanus die Koralleninseln der Südsee; diese Atolle, die nur wenig den Meeresspiegel überragen und als festes Land erst jüngeren Datums sind, zeigen nur eine dürftige Vegetation, die vorzugsweise von der Meeresströmung hingeführt wurde.

Auf der Gruppe der Seychelleninseln wächst eine stattliche Palme, Lodoicea seychellarum, deren mächtige Früchte, die größten überhaupt bekannten Baumfrüchte, ungefähr die Gestalt einer doppelten Kokosnuß haben und wie diese von einer starken Faserhülle umgeben sind. Sie treiben im Meere und werden durch die Monsune in Indien ans Land gespült; man kannte die Seekokosnuß oder malediviſchen Nüsse seit langem, ohne zu wissen, woher sie eigentlich stammten.

Außer diesen größeren Früchten und Samen, die selbst längere oder kürzere Zeit

schwimmen können, kommen in der Meeresdrift Teile von Baumstämmen vor, die vom Lande losgerissen sind und epiphytische Gewächse (Überpflanzen), Samen und Rasenteile von Gräsern und Zyperazeen mitbringen können. Gerade hier bei den Krakatauinseln spielten Stämme und Zweige von Bäumen, die angeschwemmt wurden, eine nicht geringe Rolle für die Besiedlung mit Pflanzen und Tieren.

In kleinerem Maßstabe zeigt sich die Verbreitungsmöglichkeit der Pflanzen durch Wasser bei Flüssen und Bächen; im Anschluß an die obigen Betrachtungen mag erwähnt werden, daß Inn und Isar Alpenpflanzen in untere Regionen herabbringen, deren Standort dann mehr oder weniger gefestigt wird; so erscheinen auf den Kiesbänken der

Abb. 5.
Kokospalmen am Strande der Sawaii-Insel, Samoa. (Aufnahme von F. Vaupel.)

Abb. 6.
Pandanus-Bäume im botanischen Garten von Peradenya. (Aufnahme von F. Vaupel.)

Isar bei München Kernera saxatilis, Bellidiastrum Michelii und andere Bewohner der Alpen.

b) Verbreitung durch Luftströmungen. Am wichtigsten für die Ausbreitung der Arten von dem von ihnen besetzten Gelände aus ist der Wind, dessen Führung sich die leichtbeschwingten Samen und Früchte anvertrauen. Zur Herbstzeit kann man draußen überall beobachten, wie durch die Berührung im Vorbeigehen die nur noch lose anhaftenden Früchte der Kompositen sich aus dem Verbande des Köpfchens lösen und vom Winde erfaßt, mit Hilfe der Federkrone ihres Pappuses oft weithin entführt werden, ehe sie wieder zur Ruhe kommen. Sind hier die Früchte mit ausgezeichneten Verbreitungsmitteln versehen, so haben wir andererseits langbehaarte Samen bei Weide und Pappel, bei den Asklepiadazeen und bei der Baumwolle, bei der der gewaltige Haarschopf des Samens das wertvollste Gespinnstmaterial liefert. Die die Früchte der Gramineen umgebenden Spelzen zeigen häufig lange behaarte Grannen zum Windfang. Viele Früchte sind mit Flügeln versehen, z. B. beim Ahorn. Wieder andere Samen, wie die der Orchideen, sind außerordentlich leicht, fast staubförmig und können auf weite Entfernungen fortgeführt werden; das Gleiche gilt für die winzigen Sporen der Moose und Farne.

Abb. 7.
Aufspringende Kapsel der Baumwollpflanze; die Samen sind in lange Haare eingehüllt. (Zeichnung von R. Oeffinger.)

So sehen wir die ersten Pflanzen, die sich auf den Krakatauinseln wiederum ansiedeln, vom Winde hergebracht: es sind sehr leichte Zellen blaugrüner Algen, dann besonders Farne, denen sich einige Kompositen, Orchideen und Gramineen anschließen. Die Entfernungen sind nicht gering: Sebesi, die nächste Insel, ist 18,5 km entfernt und die nächsten Punkte von Java und Sumatra 40,8 und 37,1 km. Ebenso siedeln sich Farne neben den Driftpflanzen auf Koralleninseln an. Beccari, der eine lange Reihe von Jahren der Erforschung der Vegetation Malesiens gewidmet hat, nimmt an, daß eine Reihe von Bergpflanzen der von einander weit entfernten Gipfel des malaiischen Archipels durch die Luftströmungen des Nordwestmonsuns verbreitet wurden; so kehren Bergpflanzen Javas noch auf den Molukken und auf Neu-Guinea wieder. Um dies zu verstehen, muß man das minimale Gewicht der Samen solcher Pflanzen in Betracht ziehen: der Same der Orchidee Dendrobium attenuatum z. B. wiegt 0,00000565 g, der von Rhododendron verticillatum 0,000028 g, der Same der merkwürdigen Kannenpflanze Nepenthes phyllamphora wiegt 0,000035 g. Samen von solch geringem Gewicht können anderer wirksamer Verbreitungsmittel entbehren. Im allgemeinen spielt aber der Wind weniger eine Rolle bei der schnellen Verbreitung über große Entfernungen hin, als vielmehr bei der langsam fortschreitenden Ausbreitung über kürzere Strecken. Dies Problem ist für die alpine Vegetation von Vogler eingehend studiert worden. Für die Alpenpflanzen kommen andere Verbreitungsmittel wenig in Betracht, sie sind vorzugsweise auf den Wind angewiesen, anemochor, zumal da die Winde in

den Alpen stärker sind und freier wirken können als in der Ebene; auch hier spielt die Kleinheit der Samen eine große Rolle (Caryophyllaceae, Cruciferae, Saxifragaceae). Durch den Flug ist den Samen erst die Möglichkeit gegeben, sonst unzugängliche Standorte, wie Ritzen und Spalten an steilen Felshängen, zu besiedeln. Im Gebirge ist viel häufiger Gelegenheit zu Neubesiedlung gegeben als in der Ebene, besonders durch Bergstürze und durch das Zurückweichen der Gletscher, die ein kahles Schuttfeld hinter sich lassen. Vogler weist auf das Zurückweichen des Rhonegletschers hin, das Jahr für Jahr kontrolliert wird. So ließ sich nachweisen, welche Pflanzen schon in die betreffenden Jahresgürtel eingewandert waren. 1883 untersuchte Coaz den Gletscher; in dem markierten Gürtel 1881/1883 hatte sich erst eine kleinsamige Art, Saxifraga aïzoides, angesiedelt; im Gürtel von 1880/1881 waren 7 Arten vorhanden; so stieg die Zahl, bis in dem Gürtel von 1874/1875 38 Arten gezählt wurden. Im allgemeinen ergab sich, daß der Prozentsatz der anemochoren Arten um so höher war, je jünger die Vegetation war. Fälle von weiterer Verbreitung von Samen durch Windströmungen sind auch für die Alpen konstatiert; so können Samen wohl auf größere Entfernungen über Bergpässe geführt werden, und es kann auf diese Weise das Vorkommen von Arten auf räumlich weit getrennten Standorten seine Erklärung finden.

c) Verbreitung durch Tiere. Zur Erklärung der Besiedlung solcher Inseln, die weit von allen Kontinenten entfernt liegen, wird von vielen Forschern besonders die Tätigkeit der Zugvögel in Anspruch genommen, die die Kerne fleischiger Beerenfrüchte im Magen mitbringen und an deren Füßen und Gefieder mit Erde Samen haften, die so weithin verschleppt werden. Daß solche weiten Wanderungen gelegentlich möglich sind, beweisen die Beobachtungen von Douval-Jouve. Der Straßburger Botaniker fand 1869 in den Teichen der verlassenen Steinbrüche im Departement Hérault in Südfrankreich in großer Menge die kleine zu den Wasserfarnen gehörige Marsiliazee Pilularia minuta, die bis dahin in Frankreichs Flora unbekannt war; die Gegend bot auch noch andere Seltenheiten, wie Marsilia pubescens, Ranunculus lateriflorus, Sisymbrium nanum, Pflanzen die im südlichen und östlichen Mediterrangebiet, besonders in Algier ihre Verbreitung haben. Douval-Jouve nimmt an, daß ihre Samen, mit Schlammstückchen am Gefieder oder an den Füßen von Zugvögeln haftend, von diesen über das Mittelmeer mitgebracht wurden und hier, als sich die Vögel zum erstenmal nach dem Fluge über das Meer ausruhten, verloren wurden. Besonders für Pilularia ist diese Erklärung des Vorkommens die einzig mögliche, da die Teiche neueren Datums sind, erst in den verlassenen Steinbrüchen gebildet, so daß hier kein Überrest einer ehemals größeren Verbreitung vorliegt.

Mit der Tätigkeit der Zugvögel sucht man auch die überaus weite und sprunghafte Verbreitung vieler Wasserpflanzen zu erklären. Als Beispiel erwähne ich die zierliche Droserazee Aldrovanda vesiculosa, die zu Ehren des im 16. Jahrhundert lebenden Botanikers Ulysses Aldrovandi ihren Namen erhielt. Ihre kleinen Blätter bilden, mit den Spreitenhälften zusammengelegt, Taschen aus, die innen Drüsen tragen; die Pflanze geht wie die anderen Glieder ihrer Familie auf Insektenfang aus. Sie ist, in Seen zerstreut, mit großen Lücken im Vorkommen über die ganze

alte Welt verbreitet, von Westeuropa bis nach Australien; auch in Deutschland tritt sie hie und da auf, so in einigen Seen der Mark.

Im allgemeinen kommt für den Modus der Verbreitung durch Anhaften mittels Schlammstückchen an Gefieder und Füßen von Vögeln nur eine kleine Gruppe von Pflanzen, nämlich Sumpfbewohner und Wasserpflanzen in Betracht.

Eine Reihe von Samen gehen, wie festgestellt wurde, ohne Schaden zu leiden durch den Vogeldarm hindurch; von diesen Arten finden sich mehrere auf den Krakatauinseln, deren Ansiedelung jedenfalls durch Vögel erfolgt ist, wie Ximenia americana, Premna, Cassytha filiformis. Überhaupt sind die Vögel, die fleischige Früchte und Samen fressen, nicht sehr wählerisch in bezug auf ihre Nahrung und so mögen manche Samen auf die gleiche Weise verbreitet werden, von denen man es ihrer Natur nach nicht gleich denkt. Eine besonders große Artenzahl und ein reiches Vorkommen weist im malaiischen Archipel die Gattung Ficus auf; die Feigenbäume produzieren ungeheure Mengen von Fruchtständen (Feigen), deren kleine Früchtchen durch Vögel verbreitet werden; es nimmt demnach nicht Wunder, daß Feigenarten zu den häufigsten Bewohnern kleinerer Koralleninseln gehören. Wenn also auch festgestellt ist, daß Vögel in ihren Eingeweiden Samen mitschleppen und so Arten zu neuen Arealen befördern, so darf nicht umgekehrt aus der Tatsache, daß gewisse Pflanzen fleischige Früchte besitzen, geschlossen werden, daß sie an Verbreitung durch Vögel angepaßt sind; viele Pflanzen von gering ausgedehnter Verbreitung und in dichten Waldbeständen wachsend sind durch saftige Früchte ausgezeichnet.

Die Frage des Transportes von Samen, die durch den Darm der Vögel hindurchgehen, wurde eingehend von Kerner studiert, der an vielen Vogelarten Fütterungsversuche vornahm. Besonders Drosselarten fraßen zahlreiche Früchte mit fleischiger Schale, deren Samen mit ganz auffallender Geschwindigkeit den Darm passierten, zum Teil schon in der Zeit von $^1/_2$—1 Stunde. Es geht aus den Versuchen hervor, daß viele Pflanzen mit fleischigen Früchten von Vögeln verbreitet werden können und dadurch an sonst unzugängliche Standorte gelangen. Solche Früchte sind meist durch rote, violette oder blaue Farben auffallend, durch die sie die Vögel anlocken (Taxus, Vaccinium, Holunder usw.). Die Schnelligkeit, mit der die Vögel die Samen wieder abgeben, macht es wahrscheinlich, daß die Verbreitung nur jedesmal über kürzere Strecken erfolgt. Ein Beispiel, wie eine eingeführte Pflanze durch Vögel verbreitet wird, bietet die Kermesbeere, Phytolacca decandra, die ursprünglich in Nordamerika heimisch, in Südeuropa angepflanzt wurde und dort nun an vielen Stellen auftritt. Die schwärzlichen Beerenfrüchte werden von vielen Vögeln gern gefressen, die die Samen an anderen Standorten ausstreuen.

Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß mancherlei Erfahrungen gegen die Häufigkeit einer weiteren Verbreitung von Samen durch Zugvögel sprechen, so daß die oben erwähnten Tatsachen nicht ohne weiteres verallgemeinert werden können; eine sorgfältige Kritik der Einzelfälle ist hier ganz besonders am Platze. Warming, der berühmte dänische Pflanzengeograph, beschäftigt sich in einer Studie mit der Besiedelung der Faröerinseln, in der er zu dem Schluß kommt, daß diese erst nach der Glazialperiode über die See von den nächstgelegenen Ländern, besonders England, erfolgte. Er betrachtet kritisch die Möglichkeiten der Einwanderung und kommt zu dem Schluß, daß den Vögeln

nur ein geringes Verdienst in dieser Angelegenheit zuzusprechen sei; hierbei stützt er sich auf die Beobachtungen, die an Zugvögeln gemacht wurden, die dem Lichtglanz bäniſcher Leuchttürme zum Opfer fielen. Immer war der Magen dieſer Vögel leer mit Ausnahme kleiner Steinchen und kleiner Reſte von undefinierbaren Samenſchalen; ebenſo konnte niemals am Gefieder oder an den Füßen ein keimfähiger Samen gefunden werden. Der Schluß liegt nahe, daß die Verbreitung fleiſchiger Samen und Früchte durch Vögel wohl meiſt nur über geringere Diſtanzen erfolgt, und andere Fälle Ausnahmen bilden. Direkt angewieſen auf die Verbreitung durch Vögel ſind gewiſſe Paraſiten, unter denen die heimiſche Miſtel (Viscum album) einer der bekannteſten iſt.

Iſt bei den bisher erwähnten Samen und Früchten in der fleiſchigen Hülle das Anlockungsmittel für die Vögel gegeben, ſo werden auch manche Samen, die ſelbſt nährſtoffreich ſind, durch Vögel und andere Tiere verbreitet, z. B. nach Vogler die Arve oder Zirbelkiefer in den Alpen, deren Samen von mehreren Tieren ſo eifrig nachgeſtellt wird, daß nur ein verſchwindend geringer Prozentſatz zum Keimen gelangen kann. Hierin iſt ein Grund für den natürlichen Rückgang der Arve zu ſuchen; andrerſeits wird ſie auf Felswände und an andere unzugängliche Standorte verbreitet, auf die ſie nur auf dieſe Weiſe gelangen kann. Tſchudy erwähnt, daß der Nußhäher bis zu 40 Arvennüßchen in ſeinen Backentaſchen fortträgt, von denen das eine oder das andere verſchont bleiben mag und zum Keimen kommen kann.

Sehr intereſſant ſind die Anpaſſungen, die viele Arten ausbilden, um ihre Früchte und Samen durch Ameiſen verbreiten zu laſſen; ſolche Pflanzen werden von Sernander, einem ſchwediſchen Botaniker, der dem Gegenſtand ein beſonderes Studium gewidmet hat, myrmekochor genannt. An den Früchten und Samen ſind beſondere Ölkörper ausgebildet (Elaioſome), die von den Ameiſen aufgeſucht werden; ſie werden zum Bau der Ameiſen verſchleppt, wobei die Pflanzen verbreitet werden. Dieſe Elaioſome können an verſchiedenen Organen der Blüten zur Entwickelung gelangen; einige Beiſpiele mögen zur Illuſtrierung dieſer Anpaſſung genügen. Bei Melica nutans, dem zierlichen nickenden Perlgras unſerer heimiſchen Wälder, ſind die oberen Spelzen des Ährchens nicht normal ausgebildet, ſondern ſtellen ein keulenförmiges Knöpfchen dar, das als Elaioſom dient; bei Viola odorata, Primula acaulis und anderen ſind die Ölkörper direkt dem Samen angeheftet. Nicht ſelten bilden die Elaioſome nicht die einzige Verbreitungseinrichtung, ſondern ſind mit anderen Anpaſſungen kombiniert. So haben die Samen von Polygala ein Elaioſom, außerdem aber hat die Frucht flügelförmige Anhänge; mehrere Kompoſitenfrüchte haben neben dem Pappus ein Elaioſom. Bei der Gattung Centaurea iſt dann freilich die Haarkrone ſo reduziert, daß ſie nicht mehr für Windverbreitung in Frage kommt. Die Entfernungen, auf die hin die Ameiſen die Früchte und Samen verſchleppen, iſt nicht gering; Sernander beobachtete einen Transport von 50—70 m. Unterwegs bleiben einzelne Samen, die ſich feſtgeklemmt haben oder den Ölkörper verloren haben, liegen, ſo daß die Straße der Ameiſen zum Bau hin zu verfolgen iſt. Die myrmekochoren Pflanzen zeigen gewiſſe übereinſtimmende Züge im Gegenſatz zu den Anemochoren; ſie reifen ihre Samen ſchnell, um ſie den Ameiſen, die nur im Sommer arbeiten, anzubieten, ferner ſind ihre Blütenſtandſtiele und Blütenſtiele ſchlaff, bald zur Erde geneigt. Dies zeigt ſehr ſchön die myrmekochore Primula acaulis im Gegenſatz zur anemochoren P. elatior mit den ſtraffen Stielen

der Blütenstände. Endlich sind auch die Fruchtwände häufig schwach und lassen die Samen leicht herausfallen. Naturgemäß werden die myrmekochoren Arten besonders dort auftreten, wo andere Mittel der Verbreitung, vor allem starke Luftbewegung, fehlen; so sind sie vielfach Bewohner des Waldes und haben ihre reichste Entwickelung im Buchenwald.

Für die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere kommen endlich noch in Betracht die Anpassungen, die manche Arten an den Transport durch weidende und umherstreifende größere Tiere zeigen. Am bekanntesten ist das Beispiel der Klette, Lappa, deren Blütenköpfchen dornartige Hüllblätter mit Widerhaken tragen; das Gleiche gilt für Xanthium spinosum, das eine echte Wanderpflanze ist und mit Wolle überallhin verschleppt wird. Bei dem Raubars, Bidens, sind die Früchtchen selbst mit dornartigen Fortsätzen versehen, die kleine, nach unten gekehrte Stacheln zeigen. Auch in vielen anderen Familien außer den Kompositen zeigen sich solche Anpassungen: so zerfällt die Frucht der Erdstachelnuß, der krautigen Zygophyllazee Tribulus terrestris in bestachelte Teilfrüchtchen, die leicht den Tieren anhaftend die universelle Verbreitung der Pflanze in den wärmeren Ländern bewirkt haben. Gerade unter dieser Gruppe finden sich viele Adventivpflanzen, die besonders mit der Wolle verschleppt werden. Unter den Gramineen gehört hierher der nordamerikanische Cenchrus tribuloides, dessen die Ährchen umhüllende Borsten zu einer stacheligen Kapsel verwachsen, die den Schafen fest anhängt und aus der Wolle kaum zu entfernen ist. Die bespelzten Früchte des in den Tropen weit verbreiteten Andropogon contortus bohren sich durch die Drehungen der hygroskopischen Granne mit ihrem nadelspitzen Kallus in die Haut und in das Fleisch der Schafe ein und können diesen äußerst gefährlich werden. Das Gleiche berichten australische Farmer von der dort heimischen und weit verbreiteten Stipa setacea, deren Früchte ebenfalls begrannt und mit sehr spitzem Kallus versehen sind. Einmal angeheftet gehen die Samen nie mehr los, durch die Bewegung der Tiere bohren sie sich tiefer ein und konnten bei toten Schafen in den Herzmuskeln konstatiert werden.

Abb. 8.
Primula acaulis als Beispiel einer myrmekochoren Pflanze. (Zeichnung von W. Jacobs, nach Ulbrich in Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1907.)

d) Das Ausschleudern der Samen aus den Früchten. Eine Anzahl von Pflanzen zeigt die Anpassung, daß die Früchte bei der Reife besondere Einrichtungen hervorbringen, um die Samen mehr oder weniger weit herauszuschleudern. Am bekanntesten ist in dieser Beziehung unser heimisches Springkraut oder Rührmichnichtan, Impatiens nolitangere, das im quelligen Walde mit seinem freudigen Grün und den großen gelben Blüten eine Zierde der Flora bildet. Der Fruchtknoten ist fünffächerig, die Samen werden an den zentralen Plazenten entwickelt; die Fruchtwand löst sich in 5 Klappen, die sich an der reifen Frucht bei der leisesten Berührung von einander trennen und kräftig von der Basis her einrollen; dabei stoßen die Klappen an die Samen und schleudern sie weit weg. Viele Leguminosen besitzen klappig aufspringende Hülsen, die sich bei der Dehiszenz, dem Aufplatzen, spiralig oder kreisförmig einrollen und so die lose anhaftenden Samen weit fortschleudern; bei Vistaria sinensis, der häufigen als Glyzine bekannten Zierpflanze, sind Entfernungen bis zu 9 m beobachtet worden. Die mächtigen holzigen Hülsen tropischer Leguminosen springen häufig mit lautem Knall auf. Elastisch aus der Frucht herausgeschnellt werden die Samen bei der Spritzgurke, Ecballium elaterium, die eine Charakterpflanze des Mittelmeergebietes ist.

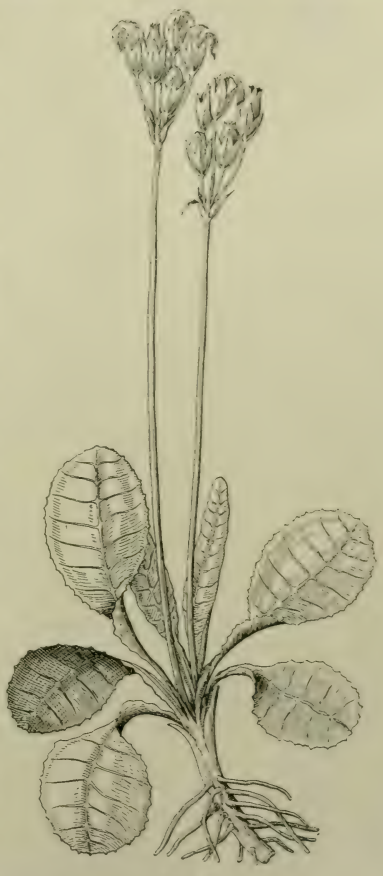


Abb. 9.
Primula elatior, im Gegensatz zu P. acaulis anemochor. (Zeichnung von W. Jacobs, nach Ulbrich in Verh. Bot. Ver. Provinz Brandenburg. 1907.)

Von diesen zahlreichen Anpassungen, die Früchte und Samen aufweisen, um den Arten zur Behauptung und Ausdehnung ihres Areals zu verhelfen, können in bestimmten Verwandtschaftskreisen eine ganze Anzahl in reizvollem Wechsel vorhanden sein, so daß sie nicht etwa den systematischen Wert wie Zahl und Stellung der Blütenteile in Anspruch nehmen können. So gibt es kaum eine besser geschlossene und reiner umgrenzte Familie als die der Leguminosen, und auch ihr Fruchttypus ist stets der gleiche, die Hülse, die sich aus dem einzelnen Karpell entwickelt. Und doch welcher Formenreichtum in der Ausgestaltung der Frucht und in den Anpassungen an Verbreitung! Wir finden Anpassungen an Verbreitung durch Wind, indem Flügel ausgebildet werden, durch Meeresströmungen, indem die

Samen oder Glieder der Hülsen schwimmen und dem Einfluß des Salzwassers widerstehen, durch Tiere, indem die Samen unangefochten durch den Darm hindurchgehen, oder indem die mannigfachsten Anhängsel zum Festhaften ausgebildet werden, und endlich finden sich Schleudermechanismen, die beim Aufplatzen der Hülsen in Tätigkeit treten.

Abb. 10. Poa bulbosa, ein vivipares Gras. (Zeichnung von R. Oeffinger.)

Die Wanderungen von Früchten und Samen führen meist zur Verbreitung über relativ größere Strecken; aber auch ungeschlechtliche Verbreitungsmittel sind reichlich ausgebildet, mit denen die Pflanzen ihr Areal langsam, etappenweise auszudehnen streben. Ausläufer kriechen über den Boden hin, bewurzeln sich und treiben neue Individuen in einiger Entfernung von der Mutterpflanze, wie es besonders schön die Erdbeere und der kriechende Günsel, Ajuga reptans, zeigen; unterirdische Stengelteile, Rhizome, durchziehen den Boden, verzweigen sich, fallen auseinander und ihre Knospen erwachsen zu oberirdischen neuen Individuen; so kann die Quecke, Triticum repens, sich ausbreiten und auf Kulturland zum unausrottbaren Unkraut werden, indem jeder kleine Rhizomteil, der noch eine lebendige Knospe enthält, die Verzweigung und Wanderung fortsetzen kann; andere Pflanzen lassen bestimmte Teile sich vom Mutterindividuum loslösen und sorgen so für weitere Verbreitung; Kerner berichtet uns von Fällen dieser Art. Bei mehreren Arten der Gattung Sempervivum (Hauswurz), bei der die dickfleischigen Blätter in Rosetten stehen, werden in der Achsel der Blätter Knospen angelegt, die zu fadenförmigen Ausläufern auswachsen, an deren Ende eine kleine kugelige Blattrosette gebildet wird. Der Faden vertrocknet, die Rosette wird abgetrennt und kann nun leicht, vom Winde getrieben, über das Gestein hinrollen, bis sie irgendwo, entfernt von der Mutterpflanze, zur Ruhe kommt und zu einem neuen Stock heranwächst. Ferner gehört hierher die Bildung von Bulbillen, dann die Erscheinung der Viviparie bei Gräsern, bei der an Stelle von Blütenährchen kleine sterile Sprößchen entstehen, die sich von der Pflanze loslösen. Auf die mannigfaltigen Einzelheiten dieser Art braucht hier nicht eingegangen zu werden.

Schließlich werden auch diejenigen Pflanzen im Vorteil sein, die besonders große Mengen von Samen produzieren, die gewissermaßen immer bei der Hand sind, wenn irgendwo eine Gelegenheit zur Besiedelung gegeben ist. Geradezu staunenerregend ist z. B. die Samenproduktion bei dem einjährigen Erigeron canadensis, der aus Amerika ursprünglich eingewandert, jetzt überall auf Sandboden, Schuttstellen, Äckern und Gärten gemein ist; er verdankt seine Verbreitung seiner Anspruchslosigkeit und seiner ungeheuren Fruchtbarkeit.

So zahlreich nun auch die Mittel sind, die den Pflanzenarten zur Ausdehnung ihres Areales zur Verfügung stehen, so müssen sie doch endlich an Grenzen stoßen,

über die sie nicht hinaus können. Drei Dinge sind es besonders, die schließlich der Verbreitung ein Ziel setzen. Einmal ist es der Widerstand der anderen Konkurrenten im Kampf ums Dasein; auch hier heißt es „beati possidentes“; die Flora, die einmal von einem Gelände Besitz ergriffen hat, ist nicht leicht wieder von ihm zu vertreiben. Es ist dabei zu erwägen, daß viele Arten mehrjährig sind, entweder holzig oder wenigstens mit unterirdischen Organen perennierend, so daß sie ihren Standort gegen anlangende Samen behaupten; dann haben sie den Vorteil, die Hauptmenge ihrer Samen in nächster Nähe auf dem Terrain zu Boden zu bringen. Zweitens setzen die Ansprüche der Arten an die Lebensbedingungen, die ihnen zu ihrer Entwicklung gewährt sein müssen, der Verbreitung ein Ziel. Ein bestimmtes Maß der Belichtung, der Feuchtigkeit, der Nahrung im Boden, der Temperatur, eine bestimmte Länge der Vegetationsperiode muß vorhanden sein. Pflanzen, die in unserem Klima der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt sind, können mit den heimischen Arten nicht konkurrieren, die Bewohner des Buchenwaldes sind an Beschattung gebunden und so von der Verbreitung des Waldes abhängig. Die Schwierigkeiten der Akklimatisation, der Einführung und des Baues von Nutzpflanzen und Zierpflanzen zeigen ja, wie wenig auch der Mensch die Grenzen der Lebensmöglichkeiten verrücken kann. So scheiden sich die Pflanzengenossenschaften naturgemäß nach den Bedingungen, unter denen sie gedeihen können. Endlich sind äußere Hindernisse vorhanden, die ein weiteres Vorrücken der Arten verwehren; im kleinen sind solche Hindernisse überall gegeben, im großen, für ganze Floren, bestehen sie in sperrenden Bergketten und trennenden Meeren. Wir sahen schon oben bei der Betrachtung der Adventivpflanzen, daß durch solche Hindernisse Arten von Gebieten ferngehalten werden, in denen sie, einmal hingelangt, ihr volles Genüge finden. Der Mensch mit dem erdumspannenden Verkehr hilft hier öfters nach und verschleppt die Pflanzen, die ihm auf seinen Bahnen folgen.

5. Inselfloren.

Bei der Betrachtung der Einwanderung der Vegetation auf die Krakatauinseln wurde erwähnt, daß die Ankömmlinge zu den verbreiteten Typen der malaiischen Flora gehören. Die Inselflora zeigt nichts Eigentümliches, nur ihr Angehöriges, es sind, wie der botanische Ausdruck lautet, keine Endemiten vorhanden. Das kann ja auch nicht weiter wundernehmen, da noch keine Zeit zur Ausbildung neuer Formen gegeben war; für solche langsamen Prozesse der Umwandlung und Anpassung der Typen müssen wir große Zeiträume in Rechnung stellen. Außerordentlich reich dagegen an endemischen Arten und Gattungen sind die alten Inseln und Inselgruppen, die weit vom Festland entfernt, im Ozean gelegen sind, wie St. Helena, die Galapagosinseln, die Hawaiinseln. Deren Floren bieten so viel Eigentümliches und Abweichendes, daß manche Typen nur sehr schwer mit solchen des nächstgelegenen Festlandes in Verbindung zu setzen sind. Das Problem, wie diese Inseln besiedelt worden sind und wie sich die Umwandlung und Ausbildung ihrer Flora vollzogen hat, kann auch heute noch nicht als gelöst angesehen werden. Von vielen dieser Inseln ist in jüngster Zeit die so interessante heimische Flora fast völlig vernichtet worden, was vom Standpunkt des Pflanzengeographen schmerzlich zu bedauern ist. Teils fielen die einheimischen Baumbestände usw. den Kulturen der Ansiedler zum Opfer, teils wurde die insulare

Flora durch die Allerweltspflanzen verdrängt, die dem Menschen überallhin folgen und den heimischen Pflanzen, die, man kann wohl sagen in der langen ungestörten Zeit des Besitzes, unfähiger zum Kampfe und altersschwach geworden sind, sich überlegen zeigen. So sind dann diese Zeugen heimischer Flora vielfach nur noch wie Fossilien in Herbarien und Museen vorhanden. Ein typisches Beispiel dafür ist St. Helena. Die ursprünglich reich bewaldete Insel ist heute kahl infolge der Abholzung und der vernichtenden Tätigkeit der Ziegen, die keinen jungen Nachwuchs aufkommen lassen, oder mit eingeführten Bäumen bestanden; die indigene niedere Flora ist vor den Ankömmlingen auf die Berge des Inneren zurückgewichen; ihre Arten sind selten geworden oder ganz ausgestorben.

Wie die Flora ozeanischer Inseln sich in eigentümlicher Weise herausgebildet und wie sich ihre Beziehungen zu den Festlandsfloren gestalten, soll zunächst an dem Beispiel der einsam gelegenen Hawaiigruppe gezeigt werden, die weiter von jedem Festland entfernt sind als alle anderen Inseln ähnlicher Größe. Der deutsche Arzt W. Hillebrand, der 20 Jahre auf Hawaii lebte, hat eine Flora der Gruppe verfaßt (erschienen 1888 nach seinem Tode). Die Hawaiinseln sind außerordentlich reich an Endemiten, was seinen Grund in ihrem hohen Alter und der Variation der Lebensbedingungen hat; in einem Tagemarsch kann man von der tropischen Küste und der unteren Region mit reichen Waldungen bis zum ewigen Schnee aufsteigen und die Höhe des jährlichen Regenfalles wechselt auf derselben Insel außerordentlich; im Gegensatz dazu steht die Gleichförmigkeit des aus der Zersetzung des vulkanischen Gesteins entstandenen Bodens. Hillebrand führt von Hawaii 844 Arten Phanerogamen und 155 Gefäßkryptogamen auf; er hält dafür, daß 115 von diesen Arten neuerdings von den Weißen eingeführt wurden und 24 Arten von den Eingeborenen in vorhistorischer Zeit. Die letzteren sind die Nutzpflanzen (Brotfruchtbaum, Banane, Zuckerrohr, Batate, einige Gespinstpflanzen usw.), die über das ganze Monsungebiet verbreitet sind und die Maoriraſſe auf ihren weiten Wanderzügen begleiteten. Von den 860 übrig bleibenden Arten sind nicht weniger als 653 endemisch, also nur auf der Inselgruppe vertreten; an Gattungen sind 40 endemisch mit 250 Arten. Viele von den Arten sind auf ein ganz kleines Areal, eine Insel oder den Teil einer Insel beschränkt. Alle Arten der leitenden Gattungen variieren außerordentlich und bringen Lokalformen hervor, die sich nur wenig vom Typus unterscheiden oder mehr oder weniger distinkte Varietäten darstellen. Es ist dies ein Charakteristikum der Inselfloren. Hillebrand legt sich auch schon die Frage vor, woher dies wohl rührt: „Nature here luxuriates in formative energy. Is it because the Islands offer a great range of conditions of life? Or it is because the leading genera are in their age of manhood, of greatest vigor? Or it is because the number of types wich here come into play is limited, and therefore the area offered to their development comparatively great and varied?“ Wir werden nicht umhin können, der letztgenannten Ursache das Hauptgewicht beizulegen. Es wird dann auch das Überwuchern der eingeschleppten Unkrautflora verständlich.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Farne. Sie sind auf den Hawaiinseln in großer Anzahl von Arten, nicht weniger als 134, vorhanden; von ihnen sind 75 indigen; 16 Arten sind Kosmopoliten, wie Asplenium trichomanes, und eine

größere Zahl erstreckt ihr Areal durch Malesien ins tropische Asien und teilweise bis nach Madagaskar und Afrika, wie Asplenium nidus. Gerade die Farne mit ihren leichten Sporen sind geeignet, auf weite Strecken durch Wind verbreitet zu werden, daher ihr reiches Vorkommen auf den ozeanischen Inseln, wie z. B. auch auf St. Helena; auf alten Inseln, wie Hawaii, sind aus den Einwanderern Reihen von Formen hervorgegangen, die eine allmähliche Stufenfolge erkennen lassen. Ist bei ihnen die Verbreitung durch Luftströmungen unverkennbar, so ist es bei anderen Gruppen schwieriger, den Weg der Verbreitung anzugeben, Gruppen, mit denen die Hawaiiflora auf Australien sowie auf den asiatischen und amerikanischen Kontinent hinüberweist. Hier wie bei anderen ozeanischen Inseln

Abb. 11.
Pringlea antiscorbutica von den Kerguelen-Inseln; Exemplar mit kurzem Stamm.
(Aufnahme von E. Vanhöffen.)

bleibt aber bemerkenswert, daß sie nur einer beschränkten Auswahl von Formen zugänglich gewesen sind, die dann Platz zur Entwicklung und Formenbildung gewannen.

Bei hohem Alter der Inseln mögen dann auch einzelne Formen erstarrt und fixiert worden sein, die ohne nähere Verwandtschaft ein beschränktes Areal bewohnen. Das bekannteste Beispiel dafür bieten die Kerguelen. Zwischen dem 48. und 50. Grad südlicher Breite gelegen, sind sie vulkanische Inseln, deren rauhes Klima mit den dauernden heftigen Winden eine reiche Vegetation ausschließt und ihnen den Charakter eines öden Berglandes verleiht. Hier ist die Heimat einer merkwürdigen endemischen Kruziferengattung, die, ohne näheren Anschluß im System, auf dieses kleine Gebiet beschränkt ist; es ist der berühmte Kerguelenkohl, Pringlea antiscorbutica, dessen fleischige Blätter bodenständige Rosetten bilden oder im Alter durch einen kurzen Stamm in die Höhe gehoben werden. Seefahrer älterer Zeiten wurden schon von dem Rätsel dieses großen, lebenskräftigen Gewächses in der unwirtlichen Gegend betroffen; J. D. Hooker, der berühmte Pflanzengeograph, der in seiner Jugend als Arzt und Botaniker an der großen antarktischen Entdeckungsfahrt der englischen Schiffe Erebus und Terror (1839—1843) teilnahm, bemerkt in der „Flora Antarctica“: „This is perhaps the most interesting plant procured during the whole of the voyage performed in the Antarctic Seas, growing as it does upon an island the remotest of any from a continent, and yielding, besides this esculent, only seventeen other flowering plants.“ Die Besatzung benutzte die Pflanze während ihres ganzen Aufenthaltes als frisches Gemüse, was zu jener Zeit, als man von den Konserven unserer Tage noch nichts wußte und der Skorbut grassierte, von nicht geringer Bedeutung war; Hooker nennt sie an inestimable blessing to ships touching at this far-distant Isle. Außer der Pringlea besiedeln die Kerguelen besonders dichtwüchsige Polsterpflanzen, die oft einen Meter im Durchmesser erreichen, wie Azorella, und Heidepflanzen, die, wie die Acaena-Arten, dem Boden angedrückt, einen mehr oder weniger dichten Überzug bilden. Die Gattung Acaena, eine Rosazee, deren Früchte klettenartig anhaften, ist in den außertropischen Gebieten der südlichen Halbkugel, besonders auf den Anden, verbreitet, die Gattung Azorella, eine Umbellifere, ist eine antarktische Charaktergattung, überall in ihrem Vorkommen durch die Entwicklung gewaltiger Polster ausgezeichnet.

Im Gegensatz zu den echten Inseln, die allmählich besiedelt wurden und dies in der Zusammensetzung und Entwicklung ihrer Flora zeigen, stehen die Küsteninseln oder Restinseln, die, in der Nähe der Kontinente gelegen, abgesprengte Stücke des Festlandes darstellen. Sie trugen bei ihrer Trennung die Vegetation des Kontinents und zeigen somit auch heute noch in dem Grundzuge den gleichen Typus; je länger die Zeit ihrer Isolierung dauerte und je eigenartiger sich die Vegetationsbedingungen gestalteten, um so mehr werden endemische Formen sich entwickelt haben. Großbritannien ist eine geologisch junge Insel und hat überhaupt noch keine endemische Formen von systematischer Bedeutung hervorgebracht. Sie hat bis zur Glazialzeit mit dem Festland zusammengehangen; es konnten daher, als zuerst in Westeuropa unter dem Einfluß des Golfstromes wieder ein wärmeres Klima entstand, die vom Südwesten langsam besonders an der Küste vorrückenden Pflanzen Südengland erreichen; solche sind z. B. Erica cinerea, Helleborus foetidus, Buxus sempervirens, Daphne laureola, Helianthemum polifolium, Hymenophyllum tunbridgense. Somit

ist England von vielen Pflanzen besiedelt, die in Deutschland östlich vom Rhein ganz fehlen oder sehr selten sind. Andererseits fehlen in Großbritannien eine Anzahl von Arten, die nach der Eiszeit von Osten in Europa vordrangen und jetzt in Mitteleuropa verbreitet sind, wie Anemone ranunculoides, Hepatica triloba, Sambucus racemosa, Abies alba, Picea excelsa. Wir können mit Engler annehmen, daß sich England vom Festland abtrennte, als diese Pflanzen nach der Eiszeit noch nicht Belgien und Nordfrankreich erreicht hatten; sie hatten dann keine Gelegenheit mehr, über den Kanal zu gelangen. Ist somit England eine jüngere Küsteninsel, von deren Florenentwicklung man sich ein ungefähres Bild machen kann und die noch keinen Endemismus aufweist, so ist z. B. Madagaskar eine sehr alte Abtrennung vom Kontinent, deren Flora einen hohen Grad von Endemismus zeigt. Besonders durch die Tätigkeit französischer Forscher sind die wunderbaren Pflanzenschätze der großen Insel in neuerer Zeit bekannt geworden, wenn auch noch keine völlig ausgearbeitete Zusammenstellung der Arten für sie existiert. So eigenartig die Entwicklung der Flora ist, so weist sie doch unverkennbar in ihrem Typus auf das ostafrikanische Festland herüber und hat auch ihren Anteil an den weiter verbreiteten Gattungen, die von Afrika ins ostindische Monsungebiet herüberreichen. Die lange Isolierung hat es aber ermöglicht, daß zahlreiche endemische Gattungen und Arten entstanden sind, ebenso wie auf den Maskarenen und Seychellen.

6. Endemismus.

Bei der Entwicklung der Inselfloren erwies sich als besonders bemerkenswert, daß sich aus einer beschränkten Anzahl von Typen, die zu den entfernten Gegenden gelangten, bei der Besiedelung des Neulandes und bei den veränderten Bedingungen neue Formen entwickeln, die dann dem Gebiet eigentümlich sind und als endemisch bezeichnet werden. Das Gleiche wird bei der Besiedelung von Gebieten der Fall sein, die nur einer beschränkten Zahl von Typen eine Existenzbedingung gewähren, wie Gebirgen und trockenen Gegenden, Wüsten, Steppen und Prärien. Gerade hier ist ein hoher Prozentsatz von endemischen Arten vorhanden. Als Beispiel sei das westliche Australien erwähnt, das einen sehr günstigen Boden für den Endemismus darstellt. Es wurde besiedelt von einem Florenelement, das ursprünglich ganz Australien angehörte und seinen eigentümlichsten Vertreter in der Gattung Eucalyptus hat; im wärmeren und feuchteren Nordosten und Osten wurde es durch ein starkes tropisch-asiatisches Florenelement bereichert, so daß dort mehr Konkurrenz und weniger Gelegenheit zur Formenbildung vorhanden war als im Westen. Hier, besonders im Südwesten, fand das australische Element bei geringerer Konkurrenz und bei vielfachem Wechsel in den Lebensbedingungen den Boden für eine beispiellose Formentwicklung der bevorzugten Gattungen und Familien. Solche sind die Proteazeen mit etwa 400 Arten, die eine erstaunliche Fülle von verschiedenartigen Lebensformen im Wechsel der äußeren Gestaltung hervorgebracht haben, die Gattung Acacia, deren Arten den Leguminosentypus der Fiederblätter zeigen oder nach Verlust der Fiedern flache Phyllodien tragen, deren Form von Art zu Art wechselt, die Epakridazeen mit 100 Arten, die, im Habitus der formenreichen Kapgattung Erica ähnlich, diese im südwestlichen Australien vertreten, und viele andere.

Es ist bei den Endemismen auch in Betracht zu ziehen, daß sie häufig deswegen auf kleinere Areale beschränkt sind, weil objektive Hindernisse für eine weitere Wanderung vorliegen, wie gerade bei Inseln oder bei Gebirgsgipfeln. In allen diesen Fällen zeigt es sich, daß nahe verwandte Arten in größerer Zahl vorkommen und häufig sich in ihrem Areal ausschließen, da sie gerade in Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen, die im einzelnen Areal herrschen, entstanden sind. Diese Arten sind nahe miteinander verwandt und können auch von anderen Autoren als Varietäten betrachtet werden. Die verschiedenartige Bewertung der einzelnen Formen in Formenkreisen, die in lebhafter Entwicklung begriffen sind, erschwert eine vergleichende Statistik der Endemiten verschiedener Länder. Der eine Autor würde in einem formenreichen Gebiete sehr viele Arten unterscheiden und angeben, daß vielleicht 70% Endemiten vorhanden sind, während der andere, der mehr dazu neigt, Formen mit geringen Unterschieden zu Arten zu vereinigen, einen viel kleineren Prozentsatz angeben würde. Da der Endemismus in seiner im Vorstehenden geschilderten Art mit einer Entwicklung und Ausbreitung von Formen verbunden ist, so wurde er von L. Diels als progressiv bezeichnet. Diese reiche Formenentwicklung kann darauf beruhen, daß den Typen durch Veränderung der Lebensbedingungen ein Anstoß zur Variation gegeben wird, wie es bei den Inselfloren der Fall ist. Doch verhalten sich die Formenkreise in dieser Beziehung sehr verschieden, manche, besonders alte Typen, wie die Koniferen, sind wenig mehr zum Variieren geneigt, und wir finden bei ihnen viele scharf umrissene Arten, andere dagegen stehen auf dem Höhepunkt ihrer Lebenskraft und ihrer Entwicklungsfähigkeit, wie z. B. die Gramineen, die Gattungen Hieracium und Rubus. Sie bilden viele kleine Arten aus, die durch Übergänge miteinander verbunden sind, Varietäten und Lokalformen, die an bestimmte Bedingungen angepaßt, ein kleines Areal besiedeln und Endemiten niedrigster Höhe darstellen. Häufig bleiben diese Areale im Zusammenhang (Hieracium), die Formenkreise bilden kohärente Sippen, sie können aber auch z. B. durch geologische Ereignisse getrennt werden; dann finden sich an getrennten Standorten Arten oder Gruppen von Arten, die nächste Verwandtschaft und offensichtlich eine gemeinsame Abstammung zeigen, aber den jeweiligen Bedingungen entsprechend modifiziert sind, unter denen sie sich entwickelt haben. Man nennt solche Arten oder Varietäten, die sich gegenseitig vertreten, vikariierend. Die Gebirgsflora bietet hier die besten Beispiele. Nahe verwandte vikariierende Arten der Gattung Saxifraga, Primula usw. vertreten einander in verschiedenen Teilen der Alpen oder der anderen europäischen Gebirge. Es kann auch der Fall sein, daß die größere Zahl der Formen kohärente Sippen bilden, während eine oder die andere von ihnen weiter wandert, ein eigenes Areal besiedelt, das eventuell später vom Hauptareal getrennt wird, und nun als einzelner, scharf umrissener Typus dort wie ein Endemismus auftritt. Dafür bietet die mitteleuropäische Flora Beispiele genug. So ist hier die Liliazeengattung Paris nur mit einer Art, der bekannten Einbeere, P. quadrifolia, vertreten, die bis nach Zentralasien reicht; in Gebirgen Chinas zeigt die Gattung dagegen eine große Mannigfaltigkeit in der Entwicklung von Arten, die vielfach nur kleine Areale bewohnen. Die gleiche Erscheinung, daß in den ostasiatischen, besonders chinesischen Gebirgen eine reiche Artentwicklung herrscht, daß dagegen nur eine oder wenige Arten das westliche Europa und Mitteleuropa erreicht haben, zeigt

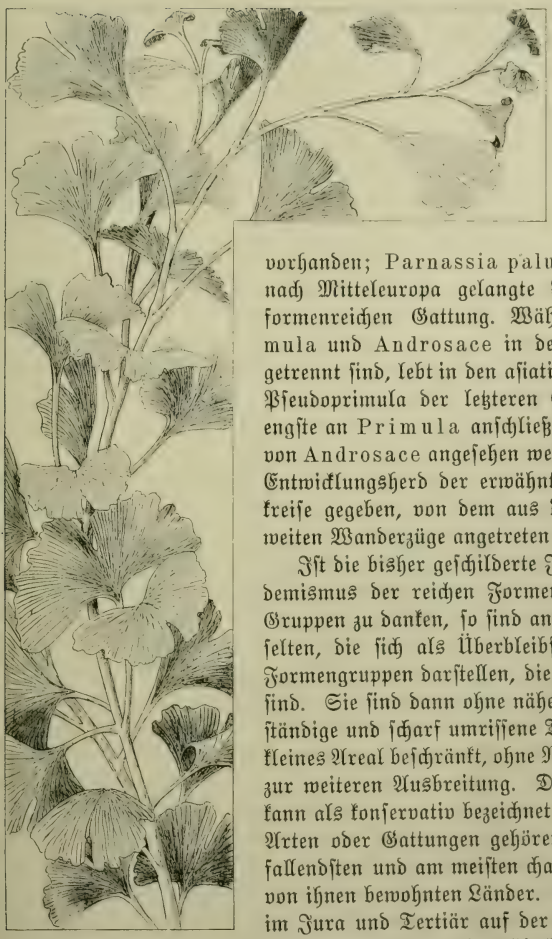


Abb. 12.
Zweig von Ginkgo biloba.

sich bei vielen Gattungen. So ist das berühmte Edelweiß der europäischen Gebirge, Leontopodium alpinum, hier ohne nähere Verwandte, in den asiatischen Gebirgen ist eine größere Zahl von Arten vorhanden; Parnassia palustris ist die einzige bis nach Mitteleuropa gelangte Art der in Hochasien so formenreichen Gattung. Während die Gattungen Primula und Androsace in den Gebirgen Europas gut getrennt sind, lebt in den asiatischen Gebirgen die Sektion Pseudoprimula der letzteren Gattung, die sich auf das engste an Primula anschließt und als Ausgangspunkt von Androsace angesehen werden muß. Es ist hier der Entwicklungsherd der erwähnten und anderer Formenkreise gegeben, von dem aus dann einzelne Typen ihre weiten Wanderzüge angetreten haben.

Ist die bisher geschilderte Form des progressiven Endemismus der reichen Formentwicklung lebenskräftiger Gruppen zu danken, so sind andererseits Endemiten nicht selten, die sich als Überbleibsel von ehemals reicheren Formengruppen darstellen, die größtenteils ausgestorben sind. Sie sind dann ohne nähere Verwandte, sehr selbständige und scharf umrissene Typen, häufig auf ein sehr kleines Areal beschränkt, ohne Neigung zum Variieren und zur weiteren Ausbreitung. Diese Art des Endemismus kann als konservativ bezeichnet werden. Die betreffenden Arten oder Gattungen gehören dann immer zu den auffallendsten und am meisten charakteristischen Formen der von ihnen bewohnten Länder. So ist der einzige Rest der im Jura und Tertiär auf der nördlichen Halbkugel weit verbreiteten Gruppe der Ginkgoazeen die heutige Gattung Ginkgo, deren einzige Art, G. biloba, in China und Japan selten vorkommt. Diese Art bildet eine Klasse für sich unter den Gymnospermen, ohne jeden näheren lebenden Verwandten, auffallend durch die fächerförmigen, einmal eingeschnittenen Blätter, die von der Nadelform der meisten heutigen Gymnospermen erheblich abweichen. Beispiele von konservativem Endemismus, von Gattungen oder, weniger auffallend, von scharf umrissenen Arten bei sonst formenreichen Gattungen, finden sich in allen Ländern. Es sind die sogenannten „guten Arten", die sich leicht erkennen und von den anderen Arten sicher trennen lassen, da eben die vermittelnden Formen ausgestorben sind, die sonst allzu leicht die Grenzen

verwischen. Einige Beispiele mögen genügen: Schon oben wurde der Kerguelenkohl, Pringlea antiscorbutica, erwähnt, der auf die Kerguelen beschränkt ist. Berardia, eine auffallende Kompositengattung, lebt mit einer Art, B. subacaulis, einem wolligen Kraute, in den Alpen der Dauphiné und von Piemont. Die Gesneraceen sind eine in den Tropen und Subtropen reich entwickelte, häufig durch die Schönheit der Blüten auffallende Familie. In europäischen Gebirgen finden sich nun zwei Gattungen dieser Familie: Haberlea mit einer Art, H. rhodopensis, im Balkan endemisch und Ramondia mit 4 auf südeuropäischen Gebirgen endemischen Arten.

7. Die Tätigkeit des Menschen.

Bei der Betrachtung der Besiedlung des Standortes und der Veränderung der Vegetation war schon des öfteren der umgestaltenden Tätigkeit des Menschen gedacht worden; dieses Kapitel verdient aber noch eine kurze zusammenhängende Besprechung, denn keine andere Beeinflussung ursprünglicher Floren geht heutigentages tiefer als die Arbeit des Menschen, die vernichtend wirkt oder aber aufbauend wie in der Gewinnung des Marschlandes durch die Deiche, in dem nun neuer Raum für Pflanzenwuchs entsteht.

Kluger Herren kühne Knechte gruben Gräben, dämmten ein,
Schmälerten des Meeres Rechte, Herrn an seiner Statt zu sein.
So erblickst du in der Weite erst des Meeres blauen Saum,
Rechts und links, in aller Breite, dichtgedrängt bewohnten Raum.

Die dominierende Stellung des Menschen auf der Erde bringt es mit sich, daß er die heimische Tierwelt vernichtet oder in seinen Dienst zwingt, daß er zu seinem Nutzen aus der Vegetation macht, was sich in jedem Lande erreichen läßt.

Am augenfälligsten zeigt sich die Tätigkeit des Menschen in der Vernichtung oder der Umgestaltung der Wälder. Haben wir doch in Mitteleuropa bei verhältnismäßig noch großem Reichtum an Wald keine eigentlichen Urwälder mehr oder nur an wenigen Stellen, wo sie vor der Durchforstung bewahrt bleiben; die vom wirtschaftlichen Standpunkt aus gebotene Forstkultur verändert die ursprünglichen Bedingungen, besonders für die Vegetation, die in den Wäldern heimisch ist. Deutschland war im Altertum überwiegend ein Waldland, was aus allen römischen Quellen, auch wenn man von ihren Übertreibungen absieht, klar hervorgeht; daß die teilweise Niederlegung der Wälder für Zwecke der Bodenkultur eine Verbesserung des Klimas bedeutete, unterliegt keinem Zweifel. Aber eine weitergehende Vernichtung des Waldes, besonders die völlige Entblößung des Geländes kann von den schlimmsten Folgen sein, wie besonders die Länder des Mittelmeergebietes zeigen. Im Jahre 1870 erschien eine Schrift des berühmten Jenenser Botanikers Schleiden, der uns neben seinen wissenschaftlichen Arbeiten auch formvollendete populäre Studien geschenkt hat und als ein streitbarer Mann mit Eifer und Leidenschaft seine Ideen verfocht. Das Buch betitelt sich: „Für Baum und Wald. Eine Schutzschrift, an Fachmänner und Laien gerichtet." Der Autor schildert uns die Bedeutung des Waldes in der Kulturentwicklung der Menschheit, die in der Symbolik und Verehrung von Baum und Wald ihren Ausdruck findet, und geht dann näher auf die wirtschaftliche Bedeutung ein. Zuerst hatte eine partielle Entwaldung, z. B. in Mitteleuropa, ihre Vorteile: „Nun drang die Sonne ein, trocknete

den versumpften Boden aus, erwärmte ihn und dadurch die auf ihm ruhenden Luftschichten, die Wolkenbildung und der Regen verminderte sich, ebenso die Schneemasse im Winter, und diese Jahreszeit verlor ihre furchtbare Strenge." Aber schon zu der Zeit, als Deutschland so durch Lichtung des Waldes an Schönheit und an Annehmlichkeit des Klimas gewann, zeigten sich im Mittelmeergebiet die schädlichen Folgen der Waldverwüstung, die bis auf den heutigen Tag dauern, die Austrocknung des Bodens durch das schnelle Ablaufen des Wassers, das nicht vom Waldboden festgehalten wird, die Wolkenbrüche und Überschwemmungen. In Griechenland, Italien, Frankreich, Spanien, überall zeigen sich dieselben Erscheinungen; Schleiden erwähnt z. B. den „Notschrei" des Herrn Collin, Präfekten des Drôme-Departements (1804): „In der Valence und in Crest gibt es beinah kein Holz mehr, die Bergrücken sind mit Tausenden von Schluchten durchfurcht, die unklugen Abholzungen haben den Absturz des Erdreichs zur Folge gehabt, die Quellen sind versiegt, die Gewässer stürzen in verwüstenden Strömen herab." Die Bergrücken des Karstes im österreichischen Küstenland waren im Altertum dicht mit Wald bedeckt, besonders mit schönen sommergrünen Eichen; heute sind die Kalkhöhen waldlos, mit niederem Gesträuch und Brombeergestrüpp bedeckt, trocken und den starken Winden preisgegeben. Die schwerste Schuld an dieser Verwüstung trifft die Venetianer, die die Eichenstämme für die Befestigung des Bodens ihrer Lagunenstadt gebrauchten. Durch Raubbau, ohne Sorge um den Nachwuchs, wurden die Wälder zerstört. Von den kahlen Hängen wurde die Erde vom Wasser fortgeschwemmt, und ausgetrocknet von den Stürmen der Bora fortgetragen. Junger Wuchs konnte dann schwer aufkommen und wurde noch besonders durch die weidenden Tiere gestört und vernichtet. Diese traurigen Beispiele gelten für viele Länder des Mittelmeergebietes; sie zeigen deutlich genug, daß der Schutz des Waldes in Ländern, die noch reicher mit Wald gesegnet sind, zu den wichtigsten Aufgaben verständiger Landeskultur gehört. Die Fähigkeit eines Gebietes, Wald nach Abholzung oder Vernichtung durch Brand wieder aus sich selbst zu erzeugen, ist je nach den Bedingungen sehr verschieden. Hat der Wald, wie es im Mediterrangebiet der Fall ist, Mühe, sein Gebiet gegen andere Formationen so wie so schon zu behaupten, so wird eine einmalige große Abholzung genügen, um ihn unrettbar zu zerstören. Ebenso ist auch behauptet worden, daß die jetzt waldlosen Kampos (Savannen) des Innern von Brasilien besonders durch Brände

Abb. 13.
Verkarstetes Gebirge. Beispiel für die Folgen der Waldverwüstung.
(Aufnahme von H. Dopfer.)

erst zu dem jetzigen Zustand gebracht seien, während sie früher reicher bewaldet waren. Ist dies auch übertrieben, so zeigen doch gerade die Trockenwälder der Tropen den vernichtenden Einfluß der meist von Menschen angelegten Brände, die besonders den jungen Nachwuchs zerstören. Es steht zweifellos fest, daß die Steppengegenden Westafrikas früher reicher bewaldet waren und daß vielfach der Wald durch den Brand vernichtet wurde.

In Norddeutschland und Dänemark ist die Heide unter Verdrängung des Waldes vorgedrungen. Warming weist besonders auf Jütland hin, das früher mit Eichenwäldern bedeckt war und nun nur noch Eichengestrüpp auf den Heiden trägt. Die oberen Schichten des Bodens werden durch den Regen stark ausgelaugt und lagern sich dicht zusammen; es entsteht eine Decke von Rohhumus, die für die Einwanderung der Heide günstig ist, unter ihm bilden sich undurchlässige Schichten von Bleisand und Ortstein. Der Boden ist damit für den Wald verloren. Nur unter den Eichenbüschen, die sich erhalten haben, findet sich der alte Waldboden. Es liegt auf der Hand, daß die unvernünftige Abholzung den Prozeß einleitet und begünstigt.

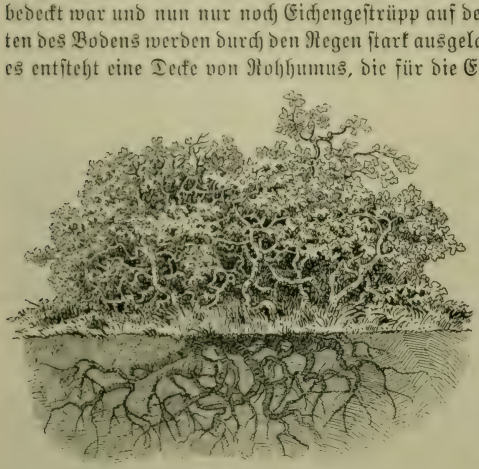


Abb. 14.
Eichengestrüpp in der Heide.
(Zeichnung von R. Lepsius, nach Ramann, Bodenkunde.)

Das Abschlagen des Waldes geschah früher und geschieht noch heute in Ländern junger Kultur, besonders um Raum für den Anbau von Feldfrüchten usw. zu schaffen, da der Wald den günstigsten Boden liefert. Die deutschen Ansiedelungen in Südbrasilien haben sich vorzugsweise im Urwald entwickelt.

Mit der Ausbreitung der Kultur von Feld und Garten entstanden ganz eigenartige Vegetationsformationen, die von der Kultur abhängig sind und als Ackerflora und Ruderalflora bezeichnet werden. Überall treffen wir bei uns auf Unkräuter, die speziell an die bebauten Felder gebunden sind, wie Kornblume, Centaurea cyanus, Kornrade, Agrostemma githago, Rittersporn, Delphinium consolida, Gauchheil, Anagallis arvensis, und manche andere (Arten von Silene, Delphinium, Papaver, verschiedene Gramineen und Kruziferen). Die verbreiteten Vulgärnamen dieser Pflanzen zeigen an, daß sie uns als etwas Altbekanntes und Vertrautes vorkommen. Doch finden wir keine näheren Verwandten dieser Arten in unserer wilden Flora, wohl aber in Menge im Mittelmeergebiet, und es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sie von dort mit der Kultur der Feldfrüchte vorgedrungen sind und sich nur auf Kulturboden erhalten. Andere ursprünglich heimische Arten, wie die der Gattungen Lamium, Galeopsis, Veronica (Taubnessel, Hohlzahn und Ehrenpreis) werden in früheren Zeiten selten gewesen sein und erst durch die Kultur, durch Freilegung und Anbau großer Strecken Gelegenheit zu reichlicher Ausbreitung gefunden haben.

Eine zweite Gruppe von Arten, die hier in Betracht kommen, sind die sogenannten Ruderalpflanzen, die sich stets in der Nähe von menschlichen Wohnungen auf Schuttplätzen, Düngerhaufen, an Zäunen usw. finden. Von diesen sind die bekanntesten etwa Chenopodium-Arten (Gänsefuß), Atriplex-Arten (Melde), Amarantus blitum und Amarantus retroflexus (Fuchsschwanz), Lepidium ruderale (Schutt-Pfefferkraut, -Kresse), Hyoscyamus niger (Bilsenkraut), Datura stramonium (Stechapfel), Marrubium vulgare (Andorn), Ballota nigra (Gottvergeß), Artemisia absinthium (Wermut). Sie siedeln sich bei Häusern und Gärten an, weil sie den reichen Stickstoffgehalt und den reichen Gehalt an Salzen, der sich hier findet, bevorzugen. Gebunden an solche Standorte sind sie nicht, aber sie ertragen das vielen Pflanzen schädliche Übermaß an Nährstoffen und finden so geringe Konkurrenz. Viele der Ruderalpflanzen kommen auch an natürlichen Standorten unseres Gebietes vor, andere (besonders viele der obengenannten) sind mit Kulturpflanzen, vorzugsweise aus dem Mediterrangebiet eingewandert.

So wie durch Abholzung des Waldes die ihn begleitende Schattenflora dem Tode geweiht ist, so wird auch besonders durch künstliche Veränderung der Bodenfeuchtigkeit bestimmten Vegetationsformationen die Möglichkeit der Existenz entzogen. Dies gilt besonders für die Entwässerung von sumpfigen Wiesen und Mooren, den Fundgruben seltener Pflanzenformen; mit der Austrocknung des Bodens geht die ursprüngliche Flora zugrunde. Auf welche Länder der Erde auch immer wir unseren Blick lenken, überall finden wir die schwersten Störungen und Veränderungen der Pflanzendecke durch die Tätigkeit des Menschen hervorgerufen; je höher der Kulturzustand eines Landes ist, desto mehr ist die Flora nur noch das, was der Mensch aus ihr gemacht hat.

II.

Die Geschichte der Pflanzengeographie und die Entwicklung ihrer Zweige.

In dem vorstehenden einleitenden Kapitel sind grundlegende Fragen der Pflanzengeographie von einem modernen Standpunkt aus behandelt worden; es ist nicht ohne Interesse zu untersuchen, wie sich diese Anschauungen allmählich entwickelt und wie die einzelnen Zweige unserer Wissenschaft, die alle botanischen Disziplinen für ihre Untersuchungen verwertet, je nach dem Stande der Erkenntnis sich herausgebildet haben. Man pflegt die Anfänge einer wissenschaftlichen Pflanzengeographie mit dem Namen Alexander von Humboldts zu verbinden; und in der Tat, diesem scharfblickenden Forscher mit dem umfassenden Wissen, der nicht nur in der Studierstube als Gelehrter arbeitete, sondern auf weiten Reisen aus eigener Anschauung die Wunder der Natur in allen Zonen kennen und begreifen lernte, war es gegeben, in exakt wissenschaftlicher Weise und in anziehend populärer Sprache zum erstenmal Gesetze der natürlichen Verbreitung der Pflanzen dem Verständnis weiterer Kreise näher zu bringen. Den tiefsten Einfluß auf die Ausgestaltung seiner Ideen übte seine große Reise durch die Tropengebiete Amerikas aus (1799—1804).

Humboldt hatte erkannt, daß in den verschiedenen klimatischen Zonen vom Pol bis zum Äquator verschiedene Vegetationsformen vorherrschen, die den Charakter der

Vegetation bedingen, wie in den Tropen die Palmenform und die Pisangform, im Mittelmeergebiet die Lorbeer- und Olivenform; nach den Polen zu erlöschen die höheren Holzgewächse überhaupt, Zwergsträucher, Wiesengräser und Cyperazeen treten an ihre Stelle. Diese Vegetationsformen sah er nun klimatisch bedingt. Bei dem Aufstieg von den tropischen Küstenregionen Südamerikas mit ihren herrlichen Wäldern und der durch Wärme und Feuchtigkeit genährten üppigen Vegetation zu den baum- und strauchlosen Flächen der Hochanden werden die gleichen Unterschiede in der Flora durchmessen, wie in dem Übergang von den Tropen zu den arktischen Gebieten.

In seinem physiognomischen System der Gewächse suchte er nun die Mannigfaltigkeit der Gestalten auf bestimmte Typen zurückzuführen, die dann, in einer gegebenen Zone besonders vorherrschend, den Totaleindruck bestimmen. „So entwarf er seine Physiognomik der Pflanzen, eine Darstellung der Vegetationsformen, die nicht bloß durch ihre Gestaltung und Anordnung den Charakter der Landschaft bestimmen, sondern deren Bedeutung auch darin besteht, daß der Zusammenhang zwischen ihrer Bildungsweise und den klimatischen Bedingungen, denen sie in ihrer geographischen Verbreitung entsprechen, sich weit bestimmter erkennen läßt als in der Organisation der Blüten und Früchte" (Grisebach). Dieses System ist entgegengesetzt dem in in der Klassifikation der Pflanzen gebrauchten, das sich besonders auf die wenig vom Klima beeinflußten Organe der Blüte stützt. Eine strenge Durchführung des physiognomischen Systems ist freilich unmöglich, da die bunte Formenfülle der Gewächse sich nicht in Formeln bannen läßt, die durch das Stichwort der Vegetationsform ausgedrückt werden sollen. Wir werden gleich noch einmal darauf zurückzukommen haben.

Von wissenschaftlichem Geiste getragen ist die Arbeit Humboldts, die in lateinischer Sprache erschien: „De distributione geographica plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium, prolegomena" (1817). Er untersucht hier die Verbreitung der einzelnen Familien in den verschiedenen Klimaten und Höhen, bespricht unter anderem das gesellige und zerstreute Vorkommen der Arten, und gibt dann eine pflanzengeographische Einteilung der Erde.

Aber Humboldt war nicht der erste, der sich Gedanken darüber machte, wodurch wohl die so eigentümliche Verbreitung der Gewächse über die Erde und die Begrenzung ihrer Areale bedingt sei. Bis ins Altertum können wir die Anfänge der Pflanzengeographie zurückverfolgen, wie sie uns H. Bretzel in seinem anziehenden Werke: „Botanische Forschungen des Alexanderzuges" (1903) schildert. Durch den Zug Alexanders wurde den Griechen eine neue Welt über das ihnen gewohnte Mittelmeergebiet hinaus erschlossen, und das Neue wirkte zurück auf ein besseres Verständnis des Alten. „Da schrieb Theophrast seine ‚Pflanzengeographie', ein Werk, so neu und unerreicht, wie es Jahrhunderte, das ganze Altertum nicht wieder gesehen. In diesem für seine Zeit so originellen Buche hat er die botanischen Forschungen des Alexanderzuges in umfassender Weise verarbeitet; die ganzen Partien über die indische Pflanzenwelt, die indo-persische Mangrove, die Akklimatisationsversuche in der Welthauptstadt Babylon finden sich, aus den Originalberichten des Reichsarchivs geschöpft, entweder nur hier, oder nur hier so wissenschaftlich erhalten." Theophrast lebte etwa 300 Jahre vor Christus; das von ihm Erreichte wurde nicht organisch fortentwickelt, weder im Altertum, wo Plinius keinen Fortschritt ihm gegenüber bedeutete, noch im Mittel-

alter. Die scholastische Geistesrichtung des Mittelalters bedingte eine außerordentliche Vernachlässigung des Studiums der Naturerscheinungen und Naturobjekte. Uns scheint es heute schwer verständlich, daß die Ärzte des Mittelalters glaubten, die von Theophrast oder Dioskorides beschriebenen Heilkräuter alle in Deutschland auffinden zu können, daß sie vom Unterschiede der Floren keine Vorstellung hatten. Ein neuer Aufschwung konnte in der Pflanzengeographie sich erst zeigen, als sie in der systematischen Bearbeitung der Flora verschiedener Länder ihre erste sichere Grundlage gewann. Linné, dessen Genialität sich in der Aufstellung des ersten wissenschaftlichen Systems und in der wissenschaftlichen Benennung und Abgrenzung der Pflanzenarten zeigte, hat spezifisch pflanzengeographische Gedanken kaum zutage gefördert. Andeutungen dazu finden sich in der Flora Lapponica, einer Aufzählung der arktischen Pflanzen Schwedens. Mit großer Klarheit dagegen sind leitende Grundsätze einer Pflanzengeographie ausgesprochen worden von dem Berliner Botaniker C. L. Willdenow (1765—1812), der zu seiner Zeit wie vor ihm Linné als der Meister des Systems und der Pflanzenkenntnis berühmt war. 1792 erschien der „Grundriß der Kräuterkunde zu Vorlesungen entworfen von Carl Ludwig Willdenow, der Arzneygelahrtheit Doctor." Hierin betitelt sich das VI. Kapitel: Geschichte der Pflanzen. Die klare und originelle Darstellung der Gedanken läßt uns auch heute noch mit Vergnügen bei diesem Kapitel einen Augenblick verweilen: „Unter Geschichte der Pflanzen verstehen wir den Einfluß des Klimas auf die Vegetation, die Veränderungen, welche die Gewächse wahrscheinlich erlitten haben, wie die Natur für die Erhaltung derselben sorgt, die Wanderungen der Gewächse und endlich ihre Verbreitung über den Erdball." Er weist auf den Einfluß des Klimas auf den Habitus der Gewächse hin, auf die ähnliche Ausbildung der Pflanzen der Polarländer und der hohen Gebirge. Die Veränderung der Floren in der Erdgeschichte wird besprochen, besonders im Hinblick auf die Verschiedenheit der Areale. „Sollte man bei einer so schwachen Verbreitung einiger Pflanzen nicht auf den Gedanken geraten, daß Länder untergegangen sind, wo diese Gewächse häufiger darauf verbreitet waren? Könnten auch nicht ganze Gattungen des Gewächsreichs verloren gegangen sein?" Freilich eine Neuentstehung darf nicht angenommen werden. „Einige Botanisten haben die besondere Grille gehegt, daß bey Erschaffung unseres Erdballs weit weniger Gewächse gewesen wären als wir gegenwärtig finden." — „So viel verschiedene Gestalten durch die mancherley Mischungen und Verhältnisse der Elementarstoffe dem Urheber des Weltalls bey der Hervorbringung möglich waren, hieß er werden. Um unnatürliche Verbindungen zu verhindern, bestimmte er Gesetze, nach welchen es unmöglich ist, daß neue Arten fernerhin entstehen können." Ein besonderes Kapitel ist den Verbreitungsmitteln der Gewächse gewidmet, auch die Besiedelung neuen Bodens wird in Betracht gezogen. Besonders auffallend zeigt den Meister die folgende Stelle: „Nackte Felswände, auf denen nichts wachsen kann, werden durch die Winde mit dem Saamen der Flechten bedeckt, der im Herbste und Frühjahr, wo er zur Reife gedeiht, durch die zu der Zeit gewöhnlichen Staubregen zum Keimen gebracht wird. Er wächst aus und bekleidet mit feinem farbigen Laube den Stein. Mit der Zeit treiben Wind und Wetter feinen Staub in die rauhen Zwischenräume, auch setzen die vergangenen Flechten selbst eine dünne Rinde. Auf dieser kärglich ausgestreuten Erde können schon die durch Zufall dahingetriebenen

Saamen der Moose keimen. Sie dehnen sich aus und machen eine angenehme grüne Schicht, die schon zur Aufnahme kleinerer Gewächse geschickt ist. Durch das Vermodern der Moose und kleineren Pflanzen entsteht allmählig eine dünne Erdschicht, die sich mit den Jahren vermehrt und zuletzt zum Wachsthum verschiedener Sträucher und Bäume bequem wird, bis endlich nach einer langen Reihe von Jahren da, wo ehemals nackter Felsen war, ganze Wälder mit den prächtigsten Bäumen besetzt das Auge des Wanderers ergötzen. So verfährt die Natur!"

Sind also hier schon pflanzengeographische Ideen wohl durchgedacht dargestellt, so ist es das Verdienst Humboldts gewesen, daß er den wissenschaftlichen und kulturellen Wert der Pflanzengeographie mehr herausarbeitete und verbreitete und so eine selbständige Disziplin in ihr schuf.

Die Grundlage aller Pflanzengeographie ist die Kenntnis der Pflanzenformen, die in einem bestimmten Gebiet wachsen, die floristische Durchforschung eines Landes. Im 18. Jahrhundert war es damit schlecht bestellt, was die außereuropäischen Länder anbetrifft, erst das 19. Jahrhundert brachte hierin durchgreifenden Wandel, so daß jetzt im allgemeinen die Zusammensetzung der Flora der meisten Gebiete mehr oder weniger gründlich bekannt ist. Von einem Abschluß ist freilich noch keine Rede, noch immer bringen Reisen und Expeditionen in bestimmte Länder (das Innere von Brasilien, die tropischen Anden, das Monsungebiet, besonders Neu-Guinea, das Innere von China) viele unbekannte Pflanzenformen zu Tage, die teilweise auch heute noch überraschende pflanzengeographische Aufschlüsse geben. Selbst in unserem alten Europa kommt dergleichen vor: erst vor wenigen Jahren wurde auf dem Balkan in Albanien im Distrikt Orosi Forsythia europaea entdeckt, die dort in großen Beständen vorkommt; verwandte Arten, die als frühblühende Ziersträucher bekannt sind, existieren sonst nur in Ostasien. Unter die bedeutendsten Entdeckungsfahrten im vorigen Jahrhundert, die auf die Botanik Einfluß hatten, sind neben der schon oben erwähnten großen Reise von Humboldt in die Tropengebiete Amerikas folgende zu rechnen: Karl Friedrich Philipp von Martius (1794—1868) bereiste von 1817—1820 große Teile von Brasilien zusammen mit dem Zoologen von Spix; diese Forschungsreise wurde die Grundlage zu dem Monumentalwerk der „Flora Brasiliensis", das erst in jüngster Zeit abgeschlossen wurde. Im Jahre 1801 wurde der junge englische Botaniker Robert Brown (geb. 1773) der australischen Expedition des „Investigator" unter Kapitän Flinders als Naturforscher mitgegeben. 1805 kehrte er von Australien zurück und bearbeitete die Ergebnisse seiner Forschung und Sammeltätigkeit. Er entwickelte sich zu einem mächtigen Förderer seiner Wissenschaft in allen ihren Zweigen, „Botanicorum facile Princeps", wie Humboldt von ihm sagte. In Australien hatte er eine durchaus eigenartige Vegetation kennen gelernt, zahlreiche Gattungen und ganze Familien, die dem Kontinent eigentümlich sind; so wurde er zu statistischen und vergleichenden Untersuchungen gedrängt, die die Grundlage für die Erkenntnis von Entwicklungszentren der Pflanzenwelt und damit dann schließlich für eine allgemeine pflanzengeographische Einteilung der Erde bilden. Seine die allgemeinen Resultate umfassende Arbeit ist betitelt: „General Remarks, geographical and systematical, on the Botany of Terra Australis", London 1814. Zu ähnlichen Studien wurde Joseph Dalton Hooker (1817—1911), nachmals als Systematiker und Pflanzengeograph von hoher

Bedeutung, durch die Teilnahme an einer Expedition geführt, die mit den Schiffen Erebus und Terror von 1839—1843 besonders die antarktischen Länder erforschte. Die „Flora Antarctica" Hookers (London 1844—1847) bedeutete für die Floristik und Pflanzengeographie einen großen Fortschritt. Für die Kenntnis der Flora der ozeanischen Inseln, ihres Endemismus und ihres Zusammenhanges mit der Flora der Erdteile sind von großer Wichtigkeit die Ergebnisse der Challenger-Expedition, die der Londoner Botaniker Hemsley zusammenhängend bearbeitete. („Report of the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the Years 1873—1876, Botany".) Die allmählich eintretende Verbesserung der Verkehrswege und die Erleichterung und Verkürzung der Reisen schenkte dann besonders von der Mitte des vorigen Jahrhunderts an den europäischen Museen eine große Fülle von wissenschaftlichem Material aus aller Herren Länder, von zahlreichen Sammlern und Forschern zusammengebracht. Gerade die Länder mit großem überseeischen Landbesitz strebten die botanische Durchforschung ihrer Kolonien an, vor allem England; davon legen die englischen Kolonialfloren ein rühmliches Zeugnis ab (J. D. Hooker: „Flora of British India", London 1875—1897, G. Bentham, „Flora australiensis, London 1863 bis 1878, D. Oliver, „Flora of Tropical Africa", London, seit 1868, W. H. Harwey and O. W. Sonder, „Flora capensis," Dublin und London, seit 1859). Seit Deutschland in die Reihe der Kolonialmächte eingetreten ist, ist auch in seinen Besitzungen eine eingehende botanische Forschungstätigkeit betrieben worden; das gewonnene Material fand in Berlin seine Bearbeitung (A. Engler, „Die Pflanzenwelt Ostafrikas und der Nachbargebiete", Berlin 1895; A. Engler, „Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete" [erst zum Teil erschienen]; daneben zahlreiche Arbeiten in Englers „Botanischen Jahrbüchern für Systematik und Pflanzengeographie").

Aber auch die Forschung in physiognomischer Richtung hatte seit Humboldts bahnbrechenden Arbeiten nicht stillgestanden. In zahlreichen Schriften wurde für einzelne Länder die Einteilung in Regionen, durch die klimatischen Verhältnisse oder die Höhen über dem Meere bedingte Gebiete, besprochen, ferner die Zusammensetzung der Vegetation aus Formationen oder Genossenschaften, die durch besonders hervorstechende oder massenhaft auftretende Typen gekennzeichnet sind. Eine zusammenfassende Bearbeitung fand dann schließlich die Pflanzengeographie dieser Richtung in dem Werke von Grisebach: „Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung", Leipzig 1872. Grisebach betont selbst, daß er auf den Ideen Humboldts weiter baut. „Die Einflüsse des Bodens auf das Leben der Pflanze bedingen ihre topographische Vertheilung, von der Wärme und Feuchtigkeit der Atmosphäre ist der Landschaftscharakter ganzer Länder und die Absonderung bestimmter Regionen in den Gebirgen abhängig." Das physiognomische System Humboldts wird erweitert, 54 Vegetationsformen werden aufgestellt, in deren Schema sich das im bunten Spiel des Lebens wechselnde Wirrsal der Pflanzenformen fügen soll.

Das Ziel der floristischen Pflanzengeographie ist schließlich eine Einteilung der Gesamtvegetation der Erde in Florenreiche und ihre Unterabteilungen. Dazu müssen beide Richtungen helfen: die Florenreiche müssen physiognomisch gekennzeichnet werden, dann aber auch an Sicherheit gewinnen durch die Statistik der vertretenen Familien.

durch die Erkenntnis der Beziehungen zu anderen Ländern und der Areale, die die Verwandtschaftskreise umspannen.

In der Richtung der Pflanzengeographie, wie sie durch Humboldt angeregt wurde, war schon der Einfluß der umgebenden Faktoren, des Klimas und des Bodens auf die Verbreitung der Pflanzen gewürdigt worden, doch war der Zusammenhang mehr äußerlich, indem die verschiedenen Formen, die unter einem bestimmten Klima gedeihen, zusammengestellt wurden. Die tiefere Erkenntnis des inneren Zusammenhanges zwischen der umgebenden Welt und der Gestaltung der Pflanze ließ aber einen neuen Zweig der Pflanzengeographie entstehen, die physiologische (oder im weiteren Sinne ökologische) Pflanzengeographie. Die Anregung dazu ging zunächst von der botanischen Anatomie aus, die sich von der deskriptiven Methode, der einfachen Beschreibung des inneren Baues der Organe, abwandte und das Verständnis für ihren Bau nur durch die Betrachtung ihrer Leistungen gewinnen wollte. Diese physiologische Richtung der Anatomie, deren Begründer und Vertreter Schwendener und Haberlandt sind, betont stets die Übereinstimmung der Struktur der Organe mit den Leistungen, die von ihnen verlangt werden; je nach den äußeren Bedingungen, unter denen die Pflanze lebt, sind auch die Organe abgeändert. So gibt uns die ganze Pflanzengestalt und der anatomische Bau ein Bild von den äußeren Faktoren; der Kundige kann aus dem Äußeren der Pflanze, aus ihrem Habitus, sowie aus ihrer Anatomie leicht schließen, welche Bedingungen des Klimas und des Bodens auf sie eingewirkt haben. Die Gesamtheit aller dieser Einwirkungen ist als Standort der Pflanze zu bezeichnen. Die Ökologie, die Lehre vom Haushalt der Gewächse, zeigt uns nun, wie die Pflanze sich mit den ihr zu Gebote stehenden Mitteln einrichtet, und wie sie in ihrer äußeren und inneren Gestaltung die Anpassung an ihre Existenzbedingungen erkennen läßt; sie zeigt uns ferner die Einwirkung der einzelnen Faktoren, der physikalischen und chemischen Struktur des Bodens, der Wassermenge, der Wärme u. s. f. So wie die einzelne Pflanze, so läßt sich auch die Genossenschaft oder Formation ökologisch werten und begreifen; die verschiedenen Arten der Formation leben unter denselben Bedingungen, z. B. unter großer Trockenheit des Bodens und der Luft bei großer Wärme; dann zeigen sie alle dieselbe Anpassungsrichtung, um im Kampfe ums Dasein bestehen zu können.

Die Formationsbiologie lehrt den Haushalt der ganzen Formation unter der Gleichartigkeit der äußeren Bedingungen verstehen. Ähnliche Daseinsbedingungen rufen in verschiedenen Ländern ähnliche Formationen und ähnliche Typen hervor, wenn auch die systematische Stellung der Arten eine sehr verschiedene ist. So beherrschen das Innere von Südamerika und von Afrika weite Savannen von ähnlicher Ökologie, die aber von anderen Arten und Gattungen gebildet werden; für sehr trockene Gegenden Amerikas sind die Kakteen höchst charakteristisch, in Afrika fehlen die Kakteen, aber die Form der säulen- oder kandelaberartigen blattlosen Stämme ist dafür in der Familie der Euphorbiazeen in überraschend ähnlicher Form in trockenen Gebieten ausgebildet. Um den Ausbau der physiologischen Richtung haben sich neben zahlreichen anderen Botanikern besonders Volkens (durch seine Studien über die ägyptisch-arabische Wüste), Warming (durch seine Studien über die Ökologie der innerbrasilianischen Flora usw.) und Schimper („Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage" [1898]) verdient gemacht.

Die physiologische Pflanzengeographie, die nach dem Zusammenhang von Klima und Verbreitung der Pflanzen forscht, läßt den historischen Werdegang, die Entwicklung der Floren außer acht und betrachtet den heutigen Pflanzenbestand der Erde als etwas Gegebenes. Auf das Werden und auf die Umwandlung der Florenreiche in der Erdgeschichte schaut dagegen die entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie zurück, die als besonderer Zweig unserer Wissenschaft zuletzt ihre Würdigung gefunden hat. Die Geschichte der Pflanzenwelt spielt ebensogut ihre Rolle bei der heutigen Abgrenzung der Gebiete, wie die Bedingungen der Wärme und Feuchtigkeit z. B., die in der Jetztzeit herrschen. Die Grundlagen für die entwicklungsgeschichtliche Pflanzengeographie sind recht lückenhaft, und dies war der Grund, warum sie von älteren Forschern, selbst noch von Griesebach, beiseite geschoben wurde. Aber schon der Österreicher Unger sprach es 1852 aus, „daß die Pflanzenwelt der Gegenwart in diesem unermeßlichen Entwicklungsgange nur wie ein Moment, und zwar als der letzte, in ihrem bisherigen Lebensalter erscheint". Mit diesem Gedanken war der genetischen Forschung die Richtung gewiesen, die nun eifrig verfolgt wurde; um nur zwei Namen zu nennen, seien erwähnt A. De Candolle („Geographie botanique raisonnée", 1855) und A. Engler („Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt", 1879 und 1882). Es kann sich bei diesen Studien darum handeln, die Geschichte eines Florenreiches zurück zu verfolgen und aus ihr die heutige Zusammensetzung der Flora zu erkennen, wie es schon Hooker bei den Inselfloren versuchte und wie es für das Verständnis der Flora von Europa seit der Eiszeit von so hoher Bedeutung wurde. Oder aber die Geschichte einer Pflanzengruppe kann rückwärts verfolgt und der Wandel ihrer Verbreitung in den verschiedenen Erdperioden studiert werden. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, daß die Forschungen in genetischer Richtung durch die Darwinsche Theorie einen starken Antrieb erhielten.

III.

Die Pflanzenformationen auf biologischer Grundlage.

Einleitung.

Jeder Blick in die uns umgebende Vegetation zeigt den Einfluß des Standortes, von Boden und Klima, auf die Gestalt und das Zusammenleben der Pflanzen. Welcher Unterschied in Form und Fülle der Gewächse auch in unseren gemäßigten Klimaten! Auf dürrem, nährstoffarmem Sandboden Norddeutschlands wächst in lichtem Bestande die Kiefer, zu ihren Füßen trockene Flechten und dichte Rasen der Weingärtneria (Silbergras) mit schmal zusammengerollten, starren Blättern. Auf nährstoffreichem Boden dagegen erheben sich die säulenförmigen Stämme mächtiger Buchen, deren Blätterdach so dicht zusammenschließt, daß nur spärlicher Unterwuchs gedeihen kann; nur im Frühling, wenn noch das Licht in vollem Maße zum Boden dringen kann, zeigt er eine reiche Bedeckung mit kräftig grünenden Gewächsen, die ihn mit einem Blumenteppich schmücken. Wo in Seen oder Flüssen das lebenspendende Element die Vegetation begünstigt, entwickelt sich das üppige Wachstum der Wasser- und Sumpfflora, an die sich der dichte Rasen der Wiesen anschließt.

Die ökologische Forschung hat sich bemüht, die Wirkung der einzelnen Faktoren auf die Ausgestaltung der Pflanzenformen und ihr Zusammenleben klarzulegen. Diese Faktoren sind besonders: Licht, Wärme, Luftfeuchtigkeit und Wind, dann die Natur des Bodens, sein Reichtum an Nährstoffen und an Wasser, sowie seine physikalischen Eigenschaften. Wohl lassen sich besondere Wirkungen einzelner Faktoren häufig feststellen, im allgemeinen aber läßt sich nur ihre Gesamtwirkung, die die Lebensform der Pflanze schafft, beurteilen. Die Lebensform der Pflanze — das ist ihr äußerer und innerer Bau, der sich in Anpassung an ihren Standort gestaltet hat. Hier ist wohl ein Wort am Platze darüber, was wir unter dem vielgebrauchten und vielfach mißverstandenen Wort Anpassung verstehen wollen.

Abb. 15.
Ranunculus fluitans. 1 Wasserform, 2 Landform.
(Zeichn. von R. Oeffinger, nach Schimper, Pflanzengeographie.)

Die Krone der Buche zeigt in ihrem Laub gewisse Verschiedenheiten; die inneren Blätter sind wie Schattenblätter gebaut, mit lockerem, grünem Gewebe und dünnerer Epidermis, die äußeren, dem Licht ausgesetzten Blätter dagegen wie Sonnenblätter, mit dichterem grünen Gewebe und dickerer Epidermis. So hat sich die Pflanze an die Verschiedenheit der Bedingungen im Bau gleicher Organe angepaßt. Ebenso zeigen Individuen der gleichen Art, die unter verschiedenen Bedingungen gewachsen sind, mehr oder weniger beträchtliche Abweichungen im Bau. Die Pflanze hat die Fähigkeit, zweckmäßig zu reagieren, d. h. auf die veränderten Bedingungen so gegenzuwirken, wie es für ihr Gedeihen vorteilhaft ist. Das wasserspeichernde Gewebe der Blätter mancher Tropenpflanzen (Ficus) wird weniger stark ausgebildet, wenn die Pflanze in feuchterer Luft wächst, also einen vor dem Austrocknen schützenden Wasservorrat nicht nötig hat. Manche Sumpf- und Wasserpflanzen verändern sich in ihren Vegetationsorganen außerordentlich, je nachdem sie im Wasser oder auf feuchtem Boden wachsen; am bekanntesten sind diese Verhältnisse für Polygonum amphibium (Wasser-Knöterich) und Ranunculus fluitans (flutendes Froschkraut), die besondere Land- und Wasserformen ausbilden. Diese Arten sind also außerordentlich umbildungsfähig oder plastisch.

Wir reden hier schon von Anpassungen an das Milieu oder die Umwelt; eigentlich aber soll dieser Ausdruck auf die durch den Standort hervorgerufenen Änderungen beschränkt bleiben, die erblich geworden sind; die Anpassungen im eigentlichen Sinne sind dauernde Merkmale der Art geworden. Der bestimmte Anpassungszustand einer Form, ihre Lebensform, wird als Epharmose bezeichnet. Damit wird dieser Begriff für einen bestimmten unter gleichbleibenden Bedingungen dauernden Zustand festgelegt; er ist auch gelegentlich (ebenso wie Anpassung) für den Vorgang der Umänderung in einer bestimmten Richtung nach den äußeren Bedingungen verstanden worden.

Die Aufgabe des folgenden Kapitels soll besonders die der Formationsbiologie sein; es soll an einzelnen Formationen gezeigt werden, wie sie an die Bedingungen angepaßt sind, unter denen sie vegetieren, und wie das Zusammenleben ihrer Glieder sich gestaltet. Auf die speziellere Ökologie, die Darstellung der Wirkung der einzelnen Faktoren auf die Gestaltung der Pflanze und endlich ihrer Gesamtwirkung auf die Lebensform der einzelnen Pflanze, kann an dieser Stelle verzichtet werden: darüber ist schon das Nötige in den Kapiteln der Biologie gesagt worden.

Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß die Vegetationsdecke eines Gebietes einmal vom Klima, dann von der Beschaffenheit des Bodens abhängig ist. Das Klima, besonders die Menge und die Verteilung der Niederschläge im Jahre, ist der Hauptfaktor für die Gestaltung der Vegetation; von ihm besonders wird es abhängen, ob eine Bewaldung sich ausbilden kann, oder ob steppen- oder wüstenartige Formationen vorherrschen. Die Ausgestaltung im kleineren, die Abgrenzung der einzelnen Formationen von einander, wird mehr von der Natur des Bodens bedingt. Die klimatischen Verhältnisse bringen es z. B. mit sich, daß sich im Innern von Brasilien gewaltige Savannen oder ähnliche Formationen ausbreiten; wo aber ein Bach oder ein Flußlauf dauernd im Jahre Feuchtigkeit spendet, entwickelt sich längs seines Laufes ein Streifen Waldes oder Gebüsches, in dem sich der Zauber üppigster tropischer Vegetation entfaltet. Ein Wasserlauf in der Wüste gibt den Ursprung für eine frischgrünende Oase. In Norddeutschland kann sich auf nährstoffarmem, das Wasser leicht durchlassendem Sandboden nur eine trockenheitliebende Vegetation, Heide oder Kiefernwald, entwickeln, auf nährstoffhaltigem, tiefgrundigem Boden dagegen die reiche Form des Buchenwaldes.

Bei keinen anderen Formationen oder Pflanzengesellschaften zeigt sich der Zusammenhang zwischen Standort und Lebensform deutlicher als bei denen, die unter extremen Bedingungen der Trockenheit leben und an sie angepaßt sind, den sogenannten xerophilen Formationen, besonders den Wüsten und den wüstenähnlichen Formationen.

A. Xerophile Formationen.

1. Wüsten und wüstenähnliche Formationen.

Unter Wüsten stellt man sich gewöhnlich völlig pflanzenleere Gebiete vor, Gegenden, die „wüst und leer" sind. Solche Gebiete sind in größerem Umfang, abgesehen von den Schnee- und Eisfeldern der hohen Gebirge, auf der Erde selten anzutreffen; fast immer wird einer ganz bescheidenen und anspruchslosen, zerstreuten Vegetation noch die Möglichkeit des Bestehens geboten, wenigstens noch zu bestimmten günstigeren Jahreszeiten.

Das Vorkommen von Wüsten, pflanzenarmen Gebieten mit einer ausgeprägt xerophilen Vegetation, ist an klimatische Bedingungen, an die geringe Menge und die ungünstige Verteilung der Niederschläge über das Jahr hin gebunden; im allgemeinen bleibt die Regenmenge unter 25 cm. Die Natur des Bodens kann dabei eine sehr verschiedene sein. Besonders in subtropischen Gebieten in der Nähe der Wendekreise sind Wüsten in weitester Ausdehnung verbreitet. So zieht sich der Gürtel der Wüsten durch Nordafrika über Vorderasien bis in den innersten asiatischen Kontinent hinein. Ferner sind große Wüstengebiete in den südlichen Vereinigten Staaten nach Mexiko hin vorhanden, dann besonders im Inneren von Australien. Einige Angaben über die Regenmenge dieser Gegenden mögen genügen: In der ägyptisch-arabischen Wüste fällt 8—9 Monate im Jahr kein Tropfen Regen, von Dezember bis zum Anfang April dagegen kommen gelegentlich mehr oder weniger starke Gewitterregen, ja manchmal Güsse von gewaltiger Heftigkeit, die reißenden Bächen den Ursprung geben, die in den Einschnitten der Täler, den Wadis, herniederstürzen, um ebenso schnell wieder zu versiegen. In der Sahara fallen im Norden etwa 175 mm Niederschläge im Jahr, im Inneren nur 100 oder weniger. Dann sind die Regen ganz unregelmäßig, sie können selbst Jahre hindurch ausbleiben. Die Extreme der Temperatur sind bedeutend, sowohl nach den Jahreszeiten wie nach den Tageszeiten; die tägliche Schwankung kann bis 30° betragen.

In Amerika sind Wüstengebiete in den südlichen Vereinigten Staaten (Arizona, Neumexiko, Texas) und in Nordmexiko vorhanden. Der Regenfall beträgt z. B. in Phönix (Arizona) 176 mm im Jahr, in Tucson (Arizona) 250 mm, in Chihuahua (Mexiko) 230 mm, in El Paso (Texas) 220 mm.

Zu den regenwärmsten Gebieten der Erde gehören die nördlichen Teile von Chile, die die Wüsten von Atacama bilden; in Copiapó fielen bei 2 Regentagen 9 mm Regen im Jahre, in Caldera bei 2 Regentagen 8 mm.

Die Küstenzone des südwestlichen Afrikas, die ausgeprägten Wüstencharakter hat ist äußerst regenarm, in manchen Jahren ganz regenlos; in Mossamedes ist es vorgekommen, daß drei Jahre hintereinander kein Regen fiel; in der Nähe der Küste wirkt dann der starke Tau, der sich aus den hier herrschenden Nebeln niederschlägt, zur Erhaltung der Vegetation; die berühmte Welwitschia mirabilis ist an diese Nebelzone gebunden.

Im Inneren von Australien, wo Steppen und Buschgelände in ausgedehnte Wüstenflächen übergehen, herrscht Mangel und Unsicherheit des Regenfalles, wirklich regenlose Gebiete wird es aber kaum geben. Das Schlimmste für die Vegetation und

besonders für die Wirtschaft ist die Launenhaftigkeit der Witterung, da Zeiten ungestümer Regenfluten mit monate- oder selbst jahrelangen Dürren wechseln.

Die ägyptisch-arabische Wüste.

Ein klares und anschauliches Bild von den Lebensverhältnissen und Lebensformen der Vegetation der ägyptisch-arabischen Wüste hat G. Volkens entworfen, dem wir in der Betrachtung hier zunächst folgen. Vom Nil aus ostwärts steigt das Gelände terrassenförmig an, Hügel reiht sich an Hügel; zu den Wadis, den Tälern, die von dem Frühjahrsregenguss gehöhlt sind, stürzen senkrechte Felswände hinab. Die Verwitterung zersetzt die Oberfläche, gewaltige Dünen von Flugsand oder Kieselwüsten breiten sich aus, den größten Teil des Jahres unter sengender Hitze, vom hellsten Licht umflutet. Nur in den Wadis bleibt der Pflanzenwuchs das ganze Jahr über erhalten, mit niedrigen, starren Büschen von rundlichem Umriß. Während der kurzen Regenzeit entwickelt sich eine spärliche Vegetation ephemerer Arten, die den ganzen Kreislauf ihres Lebens in der kurzen günstigen Periode des Jahres von der Keimung bis zur Fruchtreife vollbringen, wie Anastatica hierochuntica, Stipa tortilis, Silene linearis. Andere Pflanzen, wie das starre Gras Danthonia Forskalii oder wie Citrullus colocynthis, perennieren mit unterirdischen Teilen und entwickeln oberirdische Vegetationsorgane nur in der günstigen Periode.

Abb. 16.
Wadi Hof bei Heluan, mit spärlicher Vegetation von Pennisetum dichotomum, Zilla u. a. (Aufnahme von Muschler.)

Das Wasser, das — wie erwähnt — in einer kurzen Jahreszeit manchmal reichlich vorhanden ist, sinkt leicht ein und hält sich nur in mehr oder weniger großen Tiefen; daher haben fast alle Gewächse außerordentlich lange Wurzeln, mit denen sie zur Tiefe dringen; am auffälligsten ist dies bei den Gräsern, deren fadendünne Wurzeln meterweit verfolgt werden können. Daneben sind auch viele Arten befähigt, Feuchtigkeit

von Regen und Tau durch die Haare ihrer Blätter aufzunehmen, eine Eigenschaft, die nur xerophilen Pflanzen zukommt.

Durch die hohe Temperatur und die lebhafte Beleuchtung bei wolkenlosem Himmel wird die Transpiration, die Verdunstung, aus der Oberfläche, besonders der Blätter, gewaltig gesteigert. Steht nun den Pflanzen eine genügende Wassermenge zur Verfügung, um den durch die Verdunstung entstandenen Verlust jederzeit zu decken, so ist ein Vertrocknen und Welkwerden nicht zu befürchten; es brauchen daher keine besonderen Schutzmittel zur Herabsetzung der Transpiration ausgebildet zu werden. Dies gilt für die einjährigen Arten, die Ephemeren, die saftig und krautig bleiben und deren Wurzeln nicht besonders tief dringen; sie sind eben auf die günstige Jahreszeit angewiesen und haben sich nur in der Weise an den Standort angepaßt, daß sie eben ihren Lebenszyklus auf das geringste Zeitmaß zusammendrängen. Ferner findet sich z. B. die Koloquinthe nur dort, wo sie mit den außerordentlich langen Wurzeln ständig in Verbindung mit dem Grundwasser bleibt; so kann sie ihre großen zarten Blätter dauernd mit Wasser versorgen und ihre großen, wasserreichen Früchte entwickeln; abgeschnittene Blätter welken im Umsehen. Den einjährigen Arten nähern sich biologisch die Zwiebelpflanzen, die nur in der günstigen Jahreszeit ihre saftigen Blätter und Blütenstände entwickeln; in der übrigen Zeit verharrt nur der rundliche Zwiebelkörper, gegen Verdunstung durch die trockenen Schalen geschützt, in der Erde. So ist die Form der Zwiebelpflanze außerordentlich an Gegenden mit langer Trockenzeit angepaßt und besonders im westlichen Mediterrangebiet und in trockenen Gegenden Südafrikas entwickelt; die Gattung Allium z. B., ein Typus dieser Vegetationsform, ist mit zahllosen Arten im Westen des Mittelmeergebietes verbreitet.

Abb. 17.
Anastatica hierochuntica. Habitusbild. (Zeichnung von W. Jacobs, nach Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien).

Die Arten dagegen, deren Vegetationsorgane über der Erde ausdauern, sind darauf angewiesen, die Verdunstung aus der Oberfläche herabzusetzen, da nicht genügend Wasser dauernd vorhanden ist, um den Transpirationsverlust zu decken und ein Welken zu verhindern. Das vornehmste Mittel ist die Verringerung der transpirierenden Oberfläche; je kleiner die Oberfläche, desto geringer die Verdunstung. Da nun aber mit dem Wasserstrom, der von den Wurzeln zu den Blättern aufsteigt, zugleich die Nähr-

salze aufsteigen, so geht mit der Verminderung der Verdunstung eine Verminderung der Nahrungsaufnahme Hand in Hand, ebenso wie natürlich auch durch Verminderung der grünen Fläche die Assimilation herabgesetzt wird; die xerophilen Büsche und Bäume wachsen langsam und sind sparrig und trocken. Die Blätter sind klein und in geringer Zahl entwickelt, wie bei Acacia tortilis und Astragalus Forskalii; bei diesen Arten werden an heißen Tagen die Fiederblättchen zusammengelegt, um sie der Wirkung der Besonnung zu entziehen. Andere Formen, besonders kennzeichnend für die Wüste, entwickeln überhaupt keine Blätter mehr und assimilieren nur noch mit der grünen Rinde ihrer Rutenzweige, wie der Retambusch, Retama raetam (vgl. Abb. 18), eine Ginsterart mit wohlriechenden Blüten und fast kugeligen Hülsen. Ein anderes Mittel, um die Verdunstung herabzusetzen, liegt in einer dichten seidigen oder filzigen Behaarung der Blätter, die um diese her eine ruhige Atmosphäre schafft (Labiaten, Konvolvulazeen, Kompositen), dann in der Verstärkung der Außenwände der Oberhautzellen, die bei den meisten Xerophyten zu beobachten ist. Besonders ist die Kutikula, das verkorkte Außenhäutchen der Epidermiszellen, das sonst nur als eine feine Linie auf dem Querschnitt erscheint, verstärkt; die Wirkung der Kutikula kommt vorzugsweise in Betracht, da Kork für Wasser undurchlässig ist. Mit der Verdickung der Epidermiswände geht die Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Oberfläche Hand in Hand. Sie sind es gerade, die, in großer Zahl auf der Blattfläche zerstreut, den Gasaustausch mit der Atmosphäre vermitteln und bei der Transpiration besonders den Wasserdampf austreten lassen. Befinden sie sich am Grunde eines mehr oder weniger tiefen Grübchens, so füllt dieses sich mit Wasserdampf und hindert eine weitere starke Verdunstung. Besonders stark ausgeprägt ist die Einsenkung der Spaltöffnung z. B. bei Gräsern, wie den Aristida-Arten; sie stehen hier an der Oberseite des Blattes in Riefen, die von Haaren umgeben sind; dazu kommt noch, daß sich die Blätter mit der Oberfläche einrollen, so daß die Spaltöffnungen nicht mit der trockenen Luft in Berührung kommen. Das grüne Blattgewebe der Xerophyten ist festgefügt, das Palisadengewebe überwiegt das Schwammgewebe, so daß nur sehr kleine luftführende Interzellularräume vorhanden sind. Die Blätter sind somit nach dem Bau ihrer Epidermis und ihres grünen Gewebes starr und lederartig. Ferner sind die ausdauernden Xerophyten vielfach stark verholzt; die Zweige stellen häufig bald ihr Wachstum und die Blattbildung ein, ihre Spitze verholzt zu einem kräftigen Dorn; das Vorkommen von Dorngebüschen ist für manche trockene Landschaft, wie wir noch später sehen werden, sehr kennzeichnend. Das alles sind Züge, die, wie hier in der ägyptischen Wüste, bei den Xerophyten der ganzen Welt in verschiedenartiger Weise ausgeprägt sind.

Sahara.

Blicken wir nach der nordafrikanischen Wüste, der Sahara, hinüber, so zeigt die Vegetation in ihrer Zusammensetzung und Anpassung nahe verwandte Züge.

In der Sahara wechseln große Strecken, die mit festem oder beweglichem Sande bedeckt sind, mit Geröll- und Steinwüsten. Besonders ärmlich ist die Vegetation auf den stark beweglichen Sanddünen; hier bilden öfters zerstreute Exemplare des starren Grases Aristida pungens die einzige Vegetation; die dünnen Wurzeln gehen nicht senkrecht in die Erde, sondern folgen in geringer Tiefe wagrecht der Oberfläche bis zu

20 m Länge; sie suchen nicht Wasser der Tiefe auf, sondern benutzen mit ihrem weitausgespannten Netze die geringen Regenfälle. Auf weniger beweglichen Sandflächen schließen sich an: Aristida obtusa, von ähnlichem Habitus, und eine geringe Anzahl zerstreuter blattloser Büsche, Retama reatam, Euphorbia Guyoniana, Cleome arabica. In günstiger Jahreszeit entwickelt sich eine schwache Vegetation einjähriger Kräuter von interessanten Zügen, Matthiola livida, Neurada procumbens, Odontospermum pygmaeum nebst einigen Gräsern. Die Samen dieser Kräuter

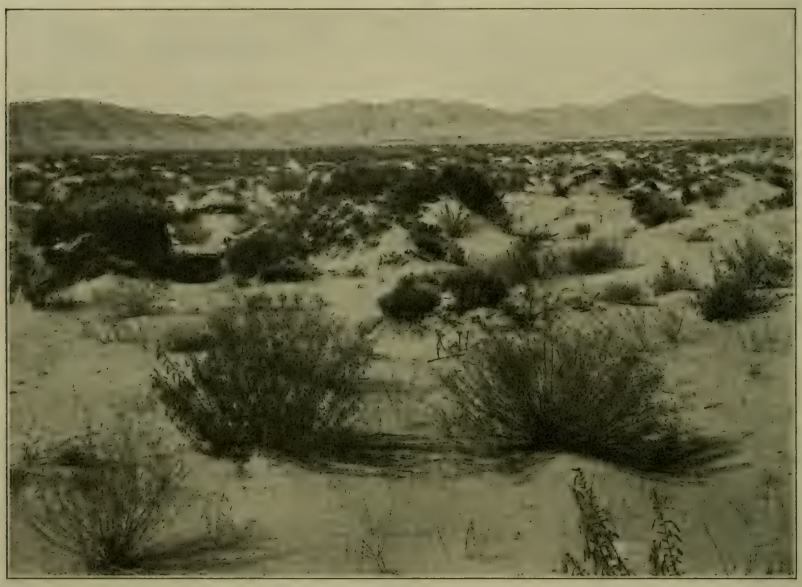


Abb. 18.
Sandwüste südlich Biskra. Im Vordergrunde Retambüsche (Genista raetam), dann Büsche von Limoniastrum Guyonianum (Plumbaginaceae), Cleome arabica (Capparidaceae), Euphorbia Guyoniana.
(Aufnahme von E. Pritzel.)

sind in ungeheurer Menge vorhanden, beim ersten Regenguß zur Keimung bereit, aber nur wenige, von Trockenheit und weidenden Tieren verschont, bringen es schließlich zur Fruchtreife. Die Odontospermum-Art, die mit mehr Recht als die Anastatica den Namen der „Rose von Jericho" verdient, ist eine zierliche Komposite; die Hüllblätter der kleinen Köpfchen sind nach innen gebogen und berühren sich über dem Köpfchen. Bei Benetzung mit Wasser breiten sie sich sternförmig aus, die Früchte des Köpfchens werden freigelegt und leicht vom Regen herausgespült; die Art kann sich auf diese Weise natürlich nur in kleinem Umkreise ausbreiten und die Exemplare stehen gruppenweise beisammen. Die kleine Rosazee Neurada procumbens (Abb. 19) liegt dem Boden an, ihre Früchte bleiben im sich vergrößernden Kelch. Sie keimen beim geringsten Regenguß, und wenn dann bald wieder Trockenheit einsetzt, so entwickeln sie nur kleine

Würzelchen. Man versucht anscheinend trockene Früchte aufzuheben und merkt einen lebhaften Widerstand infolge der Anheftung der Würzelchen. Im allgemeinen ist die Vegetation sehr spärlich und gibt kein Gesamtbild; von ferne betrachtet erscheint der Boden nackt oder fast nackt; die ganze Pflanzenwelt ist ärmlich, grau und blutleer, wie in ewigem Schlaf der Erschöpfung begriffen. Auf der mit Steinen bedeckten Kieswüste ist besonders charakteristisch in der Sahara die Chenopodiazee Anabasis aretioides, die gewaltige, bis 1 m im Durchmesser haltende, harte und stachelige Polster ausbildet (vgl. Abb. 20). Diese Polsterform widersteht am besten den Angriffen der scharfen Sandkörner, die der Wind auf die Pflanzen wirft und die einen außerordentlich schädigenden Einfluß ausüben; selbst von der Anabasis sind häufig Teile durch

Abb. 19. Neurada procumbens, nach Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien.
Drei Zweige sind abgeschnitten; man sieht rechts am Grunde den Rest der becherförmigen, die Frucht einhüllenden Blütenachse, aus der die Pflanze hervorkam.

die Sandwehen zerstört und werden schließlich wieder von den Nachbarästen überwachsen. Neben den Polstern der Anabasis zeigt das Bild die zerstreuten Rutenbüsche von Zollikoferia (Kompositе) und Deverra (Umbellifere).

Große Strecken der Wüste endlich nehmen steinige Hochflächen ein, wild und unregelmäßig zerrissene nackte Gelände; die Blöcke sind außerordentlich scharfkantig und rissig, durch die Wirkung der Besonnung und der jähen Temperaturunterschiede gesprengt. Bei weiterer Zerstörung entsteht Sand, der vom Winde unbehindert getrieben wird und sich zu den gewaltigen Dünen zusammenlagert. Die Bewachsung der steinigen Hochflächen besteht nur aus einigen behaarten Sträuchern.

Einen Vorzug hat die Sahara besonders vor der ägyptisch-arabischen Wüstengegend voraus: das Vorkommen von Wasser das ganze Jahr hindurch, das eine geregelte Kultur in den Oasen ermöglicht. Die Flußtäler, Oueds, sind häufig den größten Teil des Jahres hindurch an der Oberfläche trocken, doch liegt das Grundwasser nur in geringerer Tiefe unter der Oberfläche und ermöglicht eine reichlichere Vegetation. Bei hohem Grund-

wasserstand im Oued ist schon das Vorkommen der Dattelpalme möglich, deren wildwachsende, zerstreute Exemplare nur unbrauchbare Früchte hervorbringen. Tritt das Grundwasser zutage, so entsteht eine Oase, deren wichtigste Kulturpflanze die Dattelpalme ist; daneben werden Getreide und Gemüse gezogen, mit denen sich viele Adventivpflanzen ansiedeln; doch beruhen alle diese Kulturen durchaus nur auf einer sorgfältigen

Abb. 20.

Kieswüste, Sud Oranais, Beni Ounif. Im Vordergrunde gewölbte Polster von Anabasis aretioides (Chenopodiaceae), dann Büsche von Zollikoferia (Compositae), Deverra (Umbelliferae).
(Aufnahme von E. Pritzel.)

Bewässerung vom Flußlauf her. Allmählich versiegt das Wasser im Flußlauf, im Sande der Wüste spurlos verschwindend, und mit dem lebenspendenden Element erreicht die Oase ihr Ende.

Amerikanische Wüsten und wüstenähnliche Gebiete.

Im allgemeinen ist eine Lebensform sehr trockener Gegenden in den bisher beschriebenen Wüstengebieten in geringerer Weise entwickelt, nämlich die der Sukkulenten. Diese bilden den biologisch anziehendsten Typus der amerikanischen Xerophytengegenden in den vollendeten Anpassungsformen der Kakteen und der Agaven.

Es kommen für die Sukkulenten zwei biologische Grundsätze in Betracht, einmal die Verkleinerung der Oberfläche und dann die Speicherung von Wasser. Ausgeprägte Stammsukkulenten sind die Kakteen, die mit einer großen Anzahl von Arten im wärmeren Amerika verbreitet sind; allein die Gattung Cereus zählt über 100 Arten.

Die Samen der Kakteen keimen außerordentlich schnell, was für diese Trockenpflanzen von erheblichem Vorteil ist, da sie bei Befeuchtung sofort keimen und bis zu wieder beginnender Trockenheit schon eine gewisse Größe erlangt haben. Nur ganz selten werden bei den Arten der Familie überhaupt noch dauernde Blätter entwickelt (die Gattung Peireskia), sonst sind die Blätter nur höchstens in der Jugend der Pflanze noch als kleine Schuppen zu erkennen. Drei Formen besonders lassen sich bei den Kakteen unterscheiden. Sehr häufig sind die Arten kugelig oder annähernd kugelig gestaltet; solche Formen können gewaltige Größe erreichen, z. B. hat Echinocactus ingens einen Durchmesser bis zu 1,5—2 m. Die zweite Hauptform ist die säulenförmige, wie in der Gattung Cereus; hier finden sich die gewaltigsten und auffallendsten Gestalten; Cereus-Arten erreichen eine Höhe bis zu 20 m. Sind die Stämme verästelt, so streben die wenigen Äste armleuchterartig in die Höhe. Endlich könnten die Stämme flach sein und wiederholt an einzelnen Stellen eingeschnürt, so daß die einzelnen Glieder sich mehr oder weniger der Gestalt dicker Blätter annähern; für diesen Typus ist charakteristisch die Gattung Opuntia, die ins Mittelmeergebiet eingeschleppt, sich dort weit verbreitet hat (vgl. S. 123—124).

Die Stämme der Kakteen sind mit mehr oder weniger vorspringenden Warzen oder Höckern von verschiedener Gestalt bedeckt oder tragen vorspringende Längsrippen. Auf ihnen sitzen einfache oder mit Widerhaken versehene Stacheln, deren Stärke und Form bei den Arten sehr wechselt. Bei den Opuntien sind sie klein und dünn und bleiben, bei der Berührung abfallend, in der Haut haften. Die Stacheln bilden die wirksamste Waffe der Kakteen gegen die Angriffe weidender Tiere; sie müßten sonst, da sie in den trockenen Gegenden willkommene Wasserreservoire darstellen würden, geradezu der Vernichtung anheim fallen. Nach Entfernung der Stacheln werden sie in der Tat auch vielfach in Mexiko als saftreiches Viehfutter verwendet.

Die Kakteen sind nun ausgezeichnet an trockene Gegenden angepaßt, da ihre der Verdunstung ausgesetzte Oberfläche im Verhältnis zur Masse des Inhalts auf das geringste Maß zurückgeführt ist, insbesondere bei den kugelförmigen Arten. Das Gewebe enthält ferner sehr reichlich Schleim, der das bei gelegentlichen Regengüssen durch die Wurzeln einströmende Wasser sehr begierig aufnimmt und nur sehr langsam wieder abgibt. So können Kakteen monatelange Trockenheit aushalten, wobei sie merklich zusammenschrumpfen, um sich ebenso schnell wieder bei zutretender Feuchtigkeit prall zu füllen. Die Außenwand der Oberhautzellen, besonders die Kutikula ist sehr stark verdickt und mit Wachsausscheidungen bedeckt.

So bizarr und wenig anmutend die Gestalt dieser Kinder der unwirtlichsten Gegenden ist, so schön sind meist die großen Blüten, deren lange Trichter mit den zahlreichen Blütenblättern in Farben von reinstem Weiß bis zum tiefsten Rot und leuchtendem Gelb wechseln.

Die Kakteen sind, mit Ausnahme einer wenig typischen Art in Afrika nur in Amerika heimisch, am reichsten in dürren Gegenden Zentralamerikas entwickelt; sie bevorzugen ein trockenes und heißes Klima, doch ist eine hohe Wärme für sie keine Lebensbedingung, da eine Reihe von Arten leichte Winterkälte verträgt. So können sie hoch in die Gebirge aufsteigen; in den peruanischen Anden kommen kleine, kugelförmige Arten nicht weit von der Grenze des ewigen Schnees vor.

Im Gegensatz zu den Stammsukkulenten, die ihre Blätter verlieren, verdicken die Blattsukkulenten bei verkürztem Stamm ihre Blätter in ähnlicher Weise. Einen Typus solcher Blattsukkulenten stellt in trockenen Gegenden Amerikas die Gattung Agave dar, die mit zahlreichen Arten in den südwestlichen Vereinigten Staaten und in Mexiko verbreitet ist. Am bekanntesten ist Agave americana, die sogenannte hundertjährige Aloë, die auch ins Mittelmeergebiet übergegangen ist (vgl. S. 123). Die gewaltige Rosette ihrer fleischigen, am Rande mit Stacheln bewehrten Blätter sitzt dem Boden auf und wächst sehr langsam heran; um so auffallender ist dann das in wenigen Wochen erfolgende Wachstum des hohen Blütenschaftes; zu seiner Bildung erschöpft die Pflanze

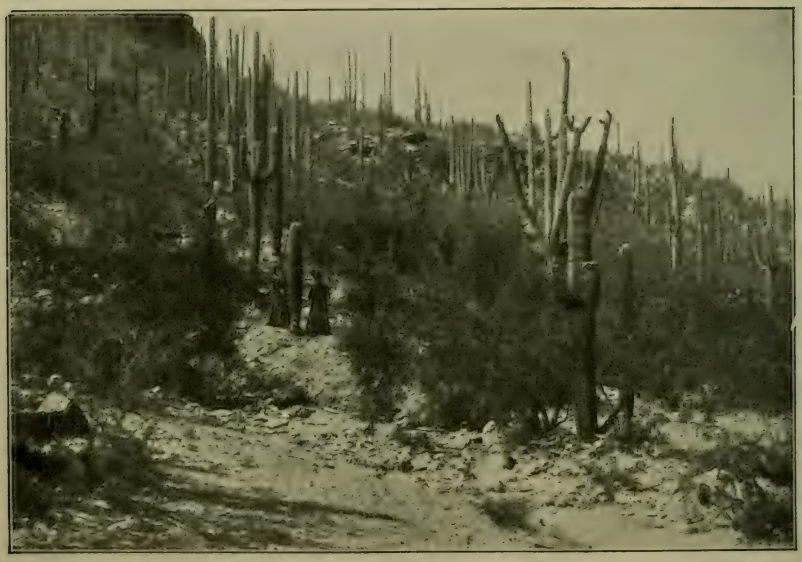


Abb. 21.
Landschaft mit Cereus giganteus. (Nach einer Photographie.)

ihre Kraft und stirbt bald nachher ab. Eine andere Familie, bei der die Sukkulenz der Blätter durchgängig vorhanden ist, sind die Crassulaceae, die daher ihren Namen haben; in trockenen Gegenden Amerikas sind sie reichlich entwickelt.

Die Gegenden Amerikas, in denen Wüsten oder wüstenähnliche Formationen zu finden sind, sind besonders das breite Tal zwischen der Sierra Nevada und den Rocky Mountains (Nevada, Utah), dann West-Texas, Neu-Mexiko, Arizona und das nördliche Mexiko. In Arizona sind weite steinige und felsige Wüsten vorhanden, die eine zerstreute Vegetation von Sukkulenten und Dorngebüschen tragen. Unter den Kakteen ist besonders auffallend der gewaltige Cereus giganteus von armleuchterartiger Gestaltung. Die Gebüsche haben, wie in der nordafrikanischen Wüste, lange Rutenzweige, die entweder ganz blattlos sind, oder nur verkümmerte Blätter tragen, wie die

Leguminose Parkinsonia microphylla; besonders interessant ist Fouquieria splendens, ein prächtig blühender Rutenstrauch, der einer eigenen kleinen, nur in den erwähnten Gegenden heimischen Familie der Parietalen angehört; bei ihm bilden sich kräftige Dornen aus dem Blattstiel und der stehenbleibenden Mittelrippe des Blattes. In den Sanddünen der Wüsten von West-Texas ist besonders bemerkenswert die baumförmige Liliazee Yucca radiosa, die an den Enden der kurzen Äste dichte Büschel von starren Blättern trägt, während unterhalb dieser Region die dürren abgestorbenen Blätter herabhängen; die Pflanze bindet ausgezeichnet beweglichen Sand, da ihre wagrecht streichenden Wurzeln sich über 10 m vom Stamm aus rings ausbreiten; wird die Pflanze vom Sand bedeckt, so arbeitet sie sich immer wieder durch die Düne hindurch; auf einem Sandhügel scheinen mehrere Exemplare zu stehen, die man aber bei tiefem Nachgraben als Äste eines gemeinsamen Stammes erkennen kann. Die in Zentralamerika und den südlichen Vereinigten Staaten verbreiteten Yucca-Arten sind nicht eigentlich sukkulent, ihre Blätter sind vielmehr dünn und sehr starr; prächtig ist die reiche endständige Rispe großer Blüten. Für das nördliche Mexiko ist noch besonders erwähnenswert die Gattung Hechtia, die zu den Bromeliazeen gehört, einer rein amerikanischen Familie von Xerophyten oder Epiphyten, die in Südamerika, besonders in Brasilien, ihre reichste Entwicklung hat und deren bekanntester Vertreter die Ananas ist. Die Arten von Hechtia haben dichte Rosetten von starren, langen, dornig gezähnten Blättern. Während im Norden von Mexiko (Chihuahua) Wüsten vorkommen, die denen von Arizona auch in der Zusammensetzung der Flora entsprechen, sind im südlichen Mexiko derart vegetationsarme große Gelände nicht anzutreffen, wenn auch die Vegetation auf dem Kalkboden der Hochebene vielfach extrem xerophilen Charakter zeigt. Das südliche Mexiko ist das Dorado der Kakteen, die in größter Formenfülle von den kleinsten bis zu den gewaltigsten Formen vorkommen; zu ihnen gesellen sich Yucca-Arten und Agaven, Bromeliazeen, Crassulaceae und kleinblättrige, zeitweise blattlose Sträucher. Baumförmig entwickelt ist die in trockenen Gegenden vielfach angepflanzte Leguminose Prosopis juliflora, der Mesquitebaum, der Mesquite- oder Sonoragummi liefert. Auch in den trockensten Gegenden des südlichen Amerikas sind die

Abb. 22.
Fouquieria splendens. Zweig mit verdornten Blättern (die Mittelrippe wird zum Dorn). Rechts oben Knospe geschlossen und aufgeschnitten ausgebreitet. (Nach Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien).

Kakteen mit einer Fülle von Formen entwickelt, so im Innern von Brasilien, besonders im Staate Bahia, in dem die Formation der Catinga herrscht.

Diese Formation, die ausgeprägt xerophil ist, unterscheidet sich erheblich von den Steppen des westlichen und südlichen Gebietes im Inneren von Brasilien. Das Klima ist außerordentlich trocken; von April bis Oktober fällt überhaupt kein Regen, in den übrigen Monaten sind die Regenfälle nur sehr spärlich. Sparrige, häufig dornige Sträucher und zerstreute Bäume, zur Trockenzeit vollständig unbelaubt, herrschen vor.

Abb. 23.
Samuru-Baum (Chorisia) in Argentinien. (Nach einer Photographie.)

Besonders auffallend ist die Bombakazee Cavanillesia arborea, ein bis 20 m hoher Baum, deren Stamm tonnenförmig angeschwollen ist und in der Mitte bis 5 m Durchmesser hat, während er sich nach oben und unten verjüngt; er stellt so einen großen Wasserspeicher dar. (Unsere Abbildung 23 zeigt eine ähnliche Bombakazee, den Samurubaum von Argentinien, Chorisia, mit angeschwollenem, bestacheltem Stamm.) Sehr reich sind die Kakteen vertreten; säulenförmige Cereus-Arten können bis 10 m Höhe erreichen, Melocactus- und Opuntia-Arten wachsen gruppenweise. Dicht über dem Boden mit kandelaberartig hoch aufstrebenden Ästen geteilt ist Pilocereus setosus, der „Chique-Chique", der seiner sehr starken Stacheln wegen gefürchtet ist.

Die felsigen Flächen, die sich aus der Catinga herausheben, sind baum- und strauchlos; hier treten neben den Kakteen besonders die starken, stacheligen Rosetten der Bromeliazeen auf.

Wüsten in Südafrika.

Im südlicheren Afrika sind Wüsten und wüstenähnliche Formationen besonders an der Westküste entwickelt. Während im Osten vom Meer her der Küste Feuchtigkeit zugeführt wird, herrscht im Westen ein kühler und trockener Südwestwind vor, so daß die Regenmenge von der Küste nach dem Inneren zu allmählich zunimmt. Längs der Küste dehnt sich in einer Breite von ungefähr 50 km die Sandwüste mit verschwindend geringer Vegetation. Am auffallendsten ist auf Dünen der Walfischbaigegend eine Kukurbitazee, die Acanthosicyos horrida, die Narraspflanze, ein dorniger, blattloser, meterhoher Strauch, der dichte Hecken bildet; von Sand verschüttet, arbeitet sich der Strauch immer wieder mit seinen Trieben hindurch, seine Wurzel dringt bis 15 m lang in die Dünen ein, so daß die Pflanze unterirdisches Wasser erreicht, von dessen Existenz sie immer abhängig ist. Einige Dünengräser mit starren Blättern, mit kriechenden Rhizomen und verlängerten Sprossen, wie Eragrostis cyperoides und E. spinosa, sind fähig, aus dem Sand bei Bedeckung wieder hervorzuwachsen. Bei der letzteren Art sind die Ährchen an den Blütenzweigen, die in eine kräftige Stachelspitze endigen, einzeln zerstreut; das starre, stachelige Gerüst des Blütenstandes bleibt nach dem Abfall der Ährchen bestehen. Die Ansiedler nennen die auch im Inneren auf Sand vorkommende Pflanze Vogelstraußgras.

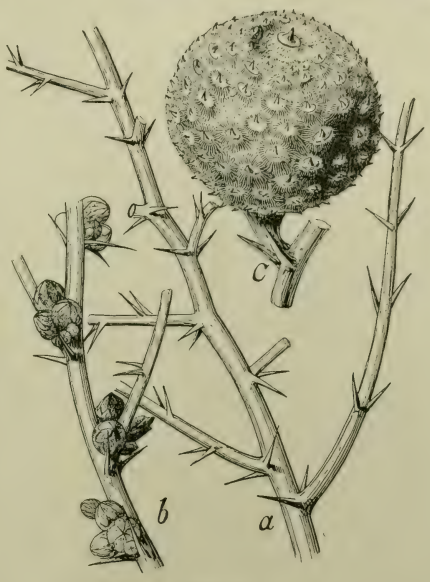


Abb. 24.
Acanthosicyos horrida, Narraspflanze. a steriler, b blühender Zweig, beide blattlos, mit Dornen, c reife Frucht. (Nach Welwitsch.)

An die Sandwüste schließt sich die kiesige Namibwüste mit zerstreuten Sukkulenten an. Besonders am Übergang von der Sandwüste zur Steinwüste, aber auch näher an der Küste wächst eine der merkwürdigsten Pflanzen der Erde in zerstreuten Exemplaren, die berühmte Welwitschia mirabilis (unter diesem Namen ist die Art wenigstens bekannter, als unter dem älteren Tumboa Bainesii). Sie ist die einzige Art der Gattung, die zu den Gnetazeen, also unter die Gymnospermen gehört, und steht ohne jeden näheren Verwandten ganz vereinzelt. Die Holzmasse der Welwitschia dringt keilförmig in den Boden ein, in eine langgestreckte Pfahlwurzel ausgehend, und erhebt sich nur wenig, flach tafelförmig ausgebreitet oder schüsselförmig vertieft, über

die Oberfläche. Diese flache, gefurchte, gewöhnlich durch eine Spalte zerrissene Scheibe wird bis zu einem Meter im Durchmesser groß und trägt am Rande nur zwei gewaltige, lederige, vielfach in bandartige Streifen eingerissene, bis 2 m lange und bis $1^1/_2$ m breite Blätter, während auf der Oberfläche die rispigen, unscheinbaren Blütenstände stehen. Die Pflanze wächst unter den ungünstigen Lebensbedingungen nur sehr langsam heran und erreicht ein hohes Alter. Sie tritt erst jenseits der Dünenregion auf und erhält Grundfeuchtigkeit durch das vom Oberland in den Flußläufen herabsickernde Grundwasser. Wenn aber Monate oder selbst Jahre hindurch der Regen ausbleibt, so ist der aus dem Nebel in kalten Nächten niedergeschlagene starke Tau die einzige Feuchtigkeit, die sie erhält. Die Verbreitung der Welwitschia ist sehr beschränkt; sie kommt in Angola südlich von Mossamedes und dann besonders in der Umgebung der Walfischbai vor.

Die Steinwüsten, die sich an die Sandwüsten nach innen zu anschließen, sind häufig, besonders im Süden von Deutsch-Südwestafrika, mit Gruppen von „Milchbusch" bedeckt, strauchigen, bis mannshohen Euphorbia-Arten, die starre Büsche mit runden, aufstrebenden Zweigen bilden, deren kleine Blättchen frühzeitig abfallen. Weiter nach innen zu im Lande gewinnt die Vegetation steppenartigen Charakter. Hier, an den Grenzgebieten zur Steppe, ist in Südwestafrika weit verbreitet Aloë dichotoma, die an steinigen Hängen von Wüstencharakter vorkommt und nicht an die Nähe von Grundwasser gebunden ist. Diese Kandelaberaloë wird bis 4 m hoch; ihre Äste streben gebogen aufwärts und tragen am Ende Rosetten von dickfleischigen Blättern, zwischen denen die Blütenstände hervorkommen. Die Aloëarten, Liliazeen, meistens stammlose Blattsukkulenten, vertreten, in trockenen Gegenden Afrikas verbreitet, die amerikanischen Agave- und Yucca-Arten. Ebenso sind bemerkenswert Cissus-Arten (Vitazeen) mit gewaltig verdickten, bis 2—5 m hohen, wasserspeichernden Stämmen und gering entwickeltem Laub. Steigen wir von den Wüsten und Halbwüsten der Küstengegenden zu den Plateaus des Inneren von Südwestafrika empor, so wird die Vegetation im allgemeinen dichter, die Pflanzendecke mehr geschlossen, steppenartige Formationen herrschen vor. Hier wechseln baum- und strauchlose Graslandschaften (Aristida-, Eragrostis-Arten usw.) mit Gegenden, in denen niedere, holzige Büsche oder Sträucher anzutreffen sind. Diese treten häufig zu Dornbuschdickichten zusammen, in denen neben anderen Gattungen Arten von Acacia ihre Rolle spielen. Acacia detinens ist eine der häufigsten; ihre Zweige sind am Grunde der Blätter mit Widerhakenstacheln bewehrt, durch die sie Mensch und Tier auf das lästigste am Vordringen hindern.

In der Nähe der Flußläufe, wo das Grundwasser, auch wenn diese oberflächlich ausgetrocknet sind, dauernd nicht allzu tief liegt, kann sich eine schwache Baumvegetation entwickeln, zerstreute Exemplare, unter denen zwei Acacia-Arten, Acacia horrida und Acacia giraffae, die wichtigsten sind. Diese sparrigen Bäumchen mit schmalblättrigem Laub sind durch starke Dornen ausgezeichnet, die an Stelle der Nebenblätter stehen. Besonders an jungen Exemplaren sind sie zum Schutz gegen Tierfraß stark ausgebildet.

Das innere Deutsch-Südwestafrika steht in Verbindung mit der Kalahari, jenem ausgedehnten Gebiet, das den Übergang vom tropischen zum südlichen Afrika bildet;

ihr Pflanzenkleid wird zusammengesetzt aus Gehölz und Grasflur, aus niedrigen Kräutern und Zwergheide. Sukkulenten sind im allgemeinen wenig entwickelt. Diese spielen dagegen eine große Rolle in der Xerophytengegend der Karroo, an deren Flora auch der Süden des deutschen Gebietes vielfach Anklänge zeigt.

Die Flora der Karroo ist an starke Trockenheit angepaßt; bei einfallendem Regen kann sich das Land in ganz kurzer Zeit mit einer Vegetation kurzlebiger, in lebhaften Farben blühender Kräuter, besonders Kompositen, schmücken, oder die zahlreichen Zwiebelpflanzen aus den Familien der Liliazeen und Amaryllidazeen können ihre grünenden und blühenden Sprosse austreiben. Die oberirdisch perennierenden Pflanzen sind aber vielfach Sukkulenten, die nirgendwo anders in so reicher Zahl in verschiedenen Pflanzenfamilien entwickelt werden, oder Halbsträucher von erikoïdem Habitus mit kleinen Blättern. Unter den Sukkulenten fallen besonders neben Krassulazeen die Mesembryanthemum-Arten auf, niedrige Gewächse mit fleischigen Blättern und schönen weißen oder gelben Blüten, dann Euphorbien und Asklepiadazeen, die als Stammsukkulenten ausgebildet, ersteren in der Tracht sehr ähnlich geworden sind. Am artenreichsten ist die Gattung Stapelia mit gerippten, stacheligen Stengeln, besonders im Kapland entwickelt, deren Arten fleischig sind und einzelne oder in kleinen Gruppen stehende Blüten tragen; diese sind ansehnlich, rad- oder glockenförmig, von trüben Farben und von ausgesprochenem Aasgeruch Wie gesagt, gehen solche Formen in den Süden unserer Kolonie über.

Abb. 25.
Zweig von Acacia giraffae. (Nach Prof. Dr. Warburg.)

2. Savannen.

Wie wir sahen, sind die Gebiete der Erde, die unter der größten Trockenheit leiden und die ausgeprägtest xerophile Vegetation erzeugen, nicht eigentlich tropisch, sondern meist im Norden und Süden den Tropengebieten vorgelagert. In der Tropenzone der Alten und Neuen Welt breiten sich in den Gebieten, in denen nicht eine dauernde Feuchtigkeit den üppigen Wuchs tropischen Urwaldes entstehen läßt, gewaltige Savannen aus. Sie stehen unter dem Einfluß regelmäßigen Wechsels von Trockenzeit und Regenzeit, der ihre Vegetation nach den Jahreszeiten so verschieden gestaltet, wie bei uns der Wechsel von Sommer und Winter. Diese Savannenvegetation

ist in ihrer Zusammensetzung den mannigfaltigsten Schwankungen unterworfen; häufig sind baum- und strauchlose Formationen vorhanden, aus hohen Gräsern und Stauden zusammengesetzt, dann wieder mischen sich einzeln zerstreut oder gruppenweise Bäume und Sträucher ein, oder es können laubwerfende Trockenwälder herrschend werden, oder endlich bei extremeren Bedingungen der Trockenheit Dornbusch oder die Formation der Catinga, auf die schon früher hingewiesen wurde. Nicht minder ist in den verschiedenen Gegenden der Tropen die floristische Zusammensetzung wechselnd: doch bleiben immer viele gemeinsame Züge in der Ausgestaltung der Pflanzenformen, die die parallel gehende Entwicklung unter ähnlichen Bedingungen in verschiedenen Ländern erweisen. In Brasilien werden diese Steppenformationen des Inneren Campos genannt. Als Beispiel sei die Vegetation der Campos des Staates Mattogrosso kurz geschildert, wie ich sie im Jahre 1899 kennen lernte: Wir haben ein weit ausgedehntes Hügelland vor uns; ein flaches Plateau erhebt sich nach dem anderen, dazwischen breite, flache Einsenkungen — eine Landschaft von völliger Monotonie. Einförmig wie die Umrisse dieser Landschaft ist ihre Vegetation, der Campo. Niedrige, krüppelige Bäume, einzelne Palmen sind zerstreut, seltener treten sie dichter zusammen zu einem Serrado, einem Busch von niedrigen, unförmigen Bäumchen. Ein Typus der Campbäume ist die in Südamerika weit verbreitete Dilleniazee Curatella americana; sie wird an günstigen Stellen wie an Bachrändern bis 10 m hoch, auf den windumwehten Campplateaus erreicht sie oft nur 1—2 m Höhe und wächst verkrüppelt einseitig; die Borke ist dick und hellgrau und löst sich in großen Schuppen ab, die starren runzeligen Blätter stehen an kleinen Zweigen, die an den Ästen zahlreich entspringen. Andere Bäumchen, wie Salvertia convallariodora oder Aspidosperma nobile, stellen einen anderen Typus dar, bei dem der Stamm erst am Gipfel verästelt ist und die Äste kandelaberartig nach oben gebogen sind, nur an der Spitze mit Rosetten von großen und starren Blättern ausgerüstet. Ferner sind niedrige, starre Palmen, Arten der Gattung Cocos, einzeln oder in kleinen Gruppen zerstreut. Beherrscht aber wird das Bild von der Vegetationsform der Gräser und Zyperazeen und der unter sie gemischten Stauden. Die Gräser stehen in dichten geschlossenen Rasen von starren, schmalen Blättern, aus denen sich zahlreich die blühenden Halme erheben, von Meterhöhe und darüber. Die Rasen stehen einzeln getrennt in größerer Entfernung von einander, was man besonders bemerken kann, wenn zur Trockenzeit Blätter und Halme absterben. Typisch für den Campo sind Aristida-Arten, Andropogon und Panicum. In großem Formenreichtum treten die holzigen Stauden und Halbsträucher auf, besonders den Familien der Kompositen, Leguminosen und Labiaten angehörig. Sie alle zeigen eine dicke, holzige Wurzel oder eine starke, holzige, knollenförmige Grundachse, an der der Stamm teil hat; sie perenniert und widersteht durch ihre starke Verholzung und ihre rundliche Gestalt dem Drucke, der bei der steinharten Austrocknung des Campbodens zur Trockenzeit auf sie ausgeübt wird; zur Regenzeit werden dann blühende Stengel entwickelt.

Die Trockenzeit, die aber nicht absolut regenlos ist, dauert etwa von April bis Oktober. Sie erreicht ihren Höhepunkt im Juli, der Zeit der größten Öde im Campo. Die Grasrasen scheinen dann lichter zu stehen, überall ist der gelbliche, steinharte, von der Sonne ausgeglühte Boden zwischen ihnen sichtbar; die Blätter sind trocken und

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Tumboa Bainesii (Welwitschia mirabilis) in der Wüste von Südwestafrika

(Aquarell von R. Oeffinger)

bräunlich, die Halme größtenteils abgefallen oder vertrocknet, die Ährchen hängen in Gruppen locker am Halme; bei jedem Schritte streift man sie ab. Die Grannen der großrispigen Aristida-Arten sperren ausgetrocknet weit auseinander und die behaarten Grannen von Andropogon contortus hängen sich überall fest. Die meisten Stauden sind verblüht, mit dürren Stengeln und Blättern; die leichtbeschwingten Kompositenfrüchte, die in enormer Anzahl hervorgebracht werden, fliegen bei jeder Berührung aus, viele Leguminosen haben rauhhaarige, kurzborstige Früchte, die leicht in die Teilfrüchte auseinanderfallen und sich fest anhaken. Auch die Krüppelbäume lassen die Ungunst der Jahreszeit spüren, ihre Blätter stehen starr, fleckig und welkend an den sparrigen Zweigen, ganze Bäumchen sind überhaupt des Schmuckes der Blätter beraubt und zeigen das unregelmäßige, trockene Astgerippe. In graugrüner Farbe dehnt sich so der offene Camp, kaum eine schönfarbige Blüte schmückt die Öde, die unter dem vollen Schein der Mittagssonne erstarrt ist.

Schon früher wurde erwähnt, daß die Natur des Bodens lokale Abweichungen in diesen von den klimatischen Bedingungen gestalteten Formationen hervorbringen kann. So sammelt sich hier im Camp reichlich Wasser in flachen Mulden, die auch zur Trockenzeit nicht völlig austrocknen und mit frischgrünen Cyperazeen und Gräsern bewachsen sind. Aus ihnen entspringen kleine Wasserläufe, von einem Streifen satten Grüns begleitet, über das sich die gewaltigen Stämme der Buriti-Palme, Mauritia vinifera, erheben.

Die Ausgestaltung der Campos-Vegetation, die wir für Mattogrosso kurz beschrieben, wechselt in den einzelnen Gebieten Brasiliens beträchtlich. Während dort meist der offene oder nur schwach mit Bäumchen besetzte Camp vorherrscht, treten in anderen Gegenden Bäume und Sträucher häufig zu mehr oder weniger geschlossenen Beständen zusammen, in denen Mimosen, Melastomatazeen, Myrtazeen und die auf Amerika beschränkte Familie der Vochysiazeen vorherrschen. In Minas Geraes besonders bringen die Arten von Vellosia eine eigentümliche Note in die Landschaft; sie gehören einer kleinen, mit den Liliazeen verwandten Familie an und bilden strauchige oder fast baumartige Formen bis zu 2 m Höhe aus. Ihre häufig gabelig verzweigten Stämme sind dicht von Blattresten bekleidet und tragen nur an den Enden der Äste dicht gedrängt die schilfartigen, meist dornig gezähnten Blätter; die ansehnlichen Blüten stehen einzeln an den Schäften.

Savannengebiete der gewaltigsten Ausdehnung beherrschen auch das Innere des ganzen tropischen Afrikas, besonders des Ostens südwärts bis zur Kalahari. Sie sind denen des Innern von Amerika in ihrer Physiognomie ähnlich, wenn auch von anderen Pflanzenformen zusammengesetzt. Die Hochgrassavanne kann in weitester Ausdehnung frei von Bäumen und Sträuchern sein; hochwüchsige Andropogon-, Panicum- und Pennisetum-Arten bedecken den Boden, untermischt mit Stauden von Leguminosen, Skrophulariazeen, Akanthazeen und Malvazeen, besonders auch xerophilen Amarantazeen mit ihren strohtrockenen Blüten. An anderen Strecken sind Bäume zerstreut, besonders Akazien mit schirmförmigen Kronen und tiefgehenden Wurzeln, mit starken Dornen bewehrt, oder der gewaltige Affenbrotbaum oder Baobab, Adansonia digitata (Abb. 26), der in seinem dicken, fleischigen Stamm ein Wasserreservoir besitzt. Oder die offene Savanne wird von Gebüschgruppen unterbrochen, in denen Leguminosen der

verschiedensten Art, Burseraceen, wie Commiphora und andere, ihre Rolle spielen. Allen gemeinsam ist, daß sie in der Trockenzeit ihre Blätter verlieren und beim Beginn der Regenzeit neu austreiben. Extrem xerophile Typen der afrikanischen Savanne sind die Sukkulenten- und Dornbuschformationen, die in Ostafrika besonders einen breiten Raum einnehmen. Sie sind fast wüstenähnlich unter schwachen Niederschlägen auf Lava- oder trockenem Lateritboden ausgebildet und lassen sich den Catingas Bra-

Abb. 26.
Adansonia digitata, der Baobab oder Affenbrotbaum in der afrikanischen Savanne.
(Nach einer Photographie von Dr. Naumann, in Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas.)

siliens an die Seite setzen. Sukkulente Asklepiadazeen wie in der Karroo treten auf, Kandelabereuphorbien von stattlichen Abmessungen, die die Kaktusform Amerikas hier vertreten, dann besonders charakteristisch Arten der Liliazeen-Gattung Sanseviera. Diese besitzen starke, geteilte Rhizome, ihre starren, langen und schmalen Blätter sind dicht gedrängt, über sie erhebt sich der reiche, endständige Blütenstand. Manche Arten liefern in den starken Gefäßbündeln der Blätter vorzügliche Fasern und werden in Kultur genommen. Wie eigenartig die Formen dieser xerophilen Vegetationen gemodelt sein können, davon gibt z. B. Adenia globosa (Abb. 27) eine Vorstellung; diese interessante Passiflorazee hat einen bis 1 m im Durchmesser haltenden kugeligen Stamm, von dem lange Zweige mit starken Dornen ausgehen.

In Australien herrschen Savannenwälder in den äußeren Zonen des Tafellandes, besonders im südlichen und östlichen Gebiet des Erdteiles. Der Wald ist sehr licht, die Kronen der Bäume sind häufig schirmförmig ausgebreitet; zahlreiche Arten von Eucalyptus, teilweise schöne Baumformen, geben ihm ihr Gepräge; Akazien mischen sich ein, Casuarina und die Konifere Frenela. Der Untergrund unter den zerstreuten Bäumen ist arm an Gebüsch; Krautwuchs und Gräser herrschen durchaus vor. Der Wechsel der Trockenzeit und Regenzeit ist von starkem Einfluß; so öde in der Trockenzeit die Vegetation daliegt, so schnell ist das Hervorsprießen, wenn die

Abb. 27.
Adenia globosa. 1/30 der natürlichen Größe. (Nach Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas.)

Niederschläge einsetzen. Von verderblicher Wirkung kann in diesen Gebieten, die hauptsächlich von der Kultur in Anspruch genommen werden, die Unsicherheit der Niederschläge werden, die lange nicht mit gleicher Stärke und Regelmäßigkeit wie in den Savannen Amerikas und Afrikas auftreten. Nach dem Innern des Landes zu erfolgt schrittweis der Übergang vom Savannenwald zur baumlosen Savanne, in der Gräser der Gattungen Andropogon, Panicum, Danthonia, Eragrostis und Sporobolus die Hauptrolle spielen, und schließlich zur Wüste, wenn dauernde Trockenheit eine geschlossene Vegetation nicht mehr ermöglicht.

Großen Gebieten fehlt die Grasflur, es herrscht dann die Buschformation des „Scrub", unfruchtbar und von den Kolonisten gemieden, „ein Ozean von Sträuchern", unabsehbar und kaum zu durchdringen. Am Südsaum des Tafellandes wird er hauptsächlich von Eucalyptus-Gesträuch gebildet, dem andere Sträucher (Rutazeen, Akazien) eingemischt sind. Gramineen von ausgesprochener Anpassung an Trockenheit, besonders Stipa-Arten stehen in einzelnen Büschen zerstreut. In anderen Gegenden herrschen Akazien vor, wie überhaupt die systematische Zusammensetzung der Scrub-Formation recht wechselt; das zeigen auch die verschiedenen Bezeichnungen der Kolonisten für die Arten des Scrub an. Der Scrub zeigt weniger als die Savanne eine Änderung in der Trockenzeit.

3. Steppen.

Die Formation der Steppen, wie sie besonders in Südrußland und in Ungarn, dann in Nordamerika und Argentinien entwickelt sind, ist bedingt durch ein ausge-

sprochen baumfeindliches Klima, durch trockenen und kalten Winter sowie der überhaupt verhältnismäßig geringen Menge der Niederschläge. Während unter milderem Klima des Ostens von Nordamerika, wo auch im Winter die Niederschläge nicht fehlen, der reichste Waldwuchs vorhanden ist, herrscht im Innern mit seinen trockenen Wintern die Steppenformation der Prärie. Es war lange fraglich, ob die gewaltigen Steppen Südrußlands eine ursprüngliche Formation seien, oder ob der Wald hier erst verdrängt worden sei, und auch heute noch wird von Schriftstellern die Ursprünglichkeit angezweifelt. Jedenfalls sind die heftigen trockenen Ostwinde, die vom Herbst bis Frühjahr vorherrschen, neben der geringen Niederschlagsmenge (meist 50 cm nicht

Abb. 28.
Ungarische Steppe mit Vegetation von Federgras (Stipa).

übersteigend) für die Baumlosigkeit bedingend, während der mildere Frühsommer und Sommer eine mehr oder weniger dicht geschlossene Vegetation von Gräsern und Stauden gestattet.

Der Boden der Steppe ist durchschnittlich an Nährstoffen reich. Trockene Gelände im Süden von Rußland sind vorzugsweise mit Stipa-Arten besiedelt, deren dichte Rasen einzeln von einander getrennt sind. Das prachtvolle Federgras mit seinen langen, seidigen Grannen ist von großer Zierlichkeit: „Von weitem gesehen machen solche, von Stipaformation bedeckte Stellen den Eindruck sandiger Hügel; in der Nähe verwandelt sich die sandgraue Farbe in ein Silberweiß, und der Anblick dieser flüchtigen, ewig hin und her schwebenden Fluren erinnert lebhaft an leicht bewegte Wasserwellen und macht trotz seiner ganzen Monotonie einen milden und anmutigen Eindruck." An tieferen Stellen nehmen die Stipa-Rasen allmählich ab und zahlreiche andere Gräser und Stauden (Kompositen, Kruziferen, Labiaten und andere) mischen sich ein. Die starken Gegensätze des Klimas in den verschiedenen Jahreszeiten zeitigen auch ein sehr verschiedenes Bild der Vegetation. Besonders im Frühjahr spielen Zwiebel- und Knollenpflanzen, die schnell austreiben, ihre Rolle, Arten von

Tulipa, Gagea, Allium, Corydalis, Adonis. Dann folgt die reiche Vegetation der sommerlichen Hochsteppe mit Vorwiegen von Stipa oder Stauden, um schließlich einer grauen Herbstvegetation von Chenopodiazeen, Kompositen und anderen Platz zu machen. Die Steppen von Ungarn kommen denen von Südrußland in ökologischer und floristischer Beziehung nahe; auch die Steppen Amerikas zeigen bei aller systematischen Verschiedenheit physiologisch verwandte Züge.

4. Die Macchie.

Die xerophilen Buschwälder des Mittelmeergebietes werden als Macchien (Maquis) bezeichnet. Sie sind in diesem Gebiete verbreitet, kaum irgendwo aber so typisch und in solchem Umfange entwickelt wie auf Korsika. Wir haben von ihrer Flora eine ausgezeichnete Schilderung von M. Rikli, dem wir in unserer Beschreibung folgen („Botanische Reisestudien auf einer Frühlingsfahrt durch Korsika", 1903). Rikli kennzeichnet sie wie folgt: „Maquis ist ein dem korsischen Idiom entnommener Ausdruck, der heute allgemein in der Pflanzengeographie Eingang gefunden hat und den wir am besten mit der Bezeichnung immergrüner Buschwald wiedergeben. Hauptbedingungen der Macchien sind flachgründiger, humusarmer Boden, meist auf felsiger Unterlage, und große Trockenheit. Es sind mehr oder weniger offene bis dicht geschlossene, fast undurchdringliche Xerophytengebüschvegetationen, in denen immergrüne Sträucher und Halbsträucher die Hauptrolle spielen, wenn auch sommergrüne Gewächse nicht ganz fehlen. Die immergrünen Vertreter dieser Formation gehören wohl meist dem Sklerophyllen- und Erikoïdentypus an, oder es sind Rutengewächse (Osyris alba, Sarothamnus, Spartium). Die zahlreichen stacheligen Pflanzen (Calycotome spinosa, Genista corsica, Ulex usw.), ferner Arten mit spitzen, steifen, stechenden Blättern oder Phyllokladien (Juniperus, Asparagus acutifolius), vor allem aber Schlingpflanzen, die zum Teil selbst wieder mit Dornen und Stacheln ausgerüstet sind, tragen wesentlich dazu bei, solche Buschwälder fast undurchdringlich zu machen." Die Höhe der Gebüsche beträgt 2, manchmal auch 3—4 m; die Hauptvertreter ihrer Flora sind Erica arborea, Arbutus unedo und Cistus monspeliensis. Erica arborea ist ausgezeichnet durch ihre feinen, nadelförmigen Blätter und die am Ende der Zweige gehäuften weißen Blütenglöckchen, die einen intensiven Geruch verbreiten. Andere Erica-Arten schließen sich diesem verbreitetsten Typus an. Gleichfalls zu den Erikazeen gehört Arbutus unedo, der Erdbeerbaum, dessen Blätter lorbeerartig, dunkel und glänzend sind; am wirkungsvollsten ist sein Bild im Herbste, wenn die warzigen, erdbeerartigen, roten Früchte sich vom dunklen Laub abheben. Den schönsten Schmuck der Macchie bilden die Cistus-Arten, die Zistrosen. Die verbreitetste Art, C. monspeliensis, hat längliche, lederartige, klebrige Blätter und sehr vergängliche weiße Blüten.

Neben diesen Hauptarten treten in der Macchie auf z. B. Pistacia lentiscus, der Mastixstrauch mit lederigen, gefiederten Blättern, ferner der Oleander und die Myrte, die, in allen Teilen aromatisch, einen süßen Wohlgeruch verbreitet.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, daß Schlingpflanzen dazu beitragen, das Dickicht der Macchie fast undurchdringlich zu machen; die bekannteste und verbreitetste Art ist Smilax aspera, die mit Ranken klimmt, die an Stelle der Nebenblätter stehen;

sie ist mit Stacheln bewehrt und auch ihre Blätter sind stachelig gezähnt. Smilax und andere stachelige Kletterer überziehen die Gebüsche häufig so sehr, daß sie jedes Vorwärtsdringen hemmen.

Das eigentümlich würzige Aroma, das Blüten und Blätter der Macchienpflanzen ausströmen, ist ganz charakteristisch und kehrt in keiner anderen Formation Europas wieder. „Les yeux fermés, à l'odeur seule je reconnaîtrais la Corse" (Mit geschlossenen Augen würde ich an dem Duft allein Korsika wieder erkennen), sagte Napoleon auf St. Helena in Gedanken an die Heimat, die er nie wiedersehen sollte. Etwas Ähnliches wird von den Gebüschformationen in Südafrika und Australien berichtet, in denen Myrtazeen und Rutazeen vorherrschen, die alle in ihrem Blattgewebe Öldrüsen enthalten.

Abb. 29.
Calluna vulgaris, Heidestrauch. (Aufnahme von P. Wolff.)

Vielfach zeigt die Macchie Übergänge zur Felsenheide, wenn die Strauchvegetation auf sehr trockenem Boden lichter wird und anderen Pflanzen Wachstumsmöglichkeit gewährt. Eine solche Übergangsformation ist besonders in Südfrankreich unter dem Namen Garigue bekannt; zahlreiche niedrigere Pflanzen mischen sich unter die verkümmerten Macchienbüsche, Helichrysum-Arten, Lavandula stoechas, Ruta bracteosa und R. angustifolia, Dorycnium hirsutum u. a.

5. Heide.

Während die bisher beschriebenen xerophilen Formationen durchschnittlich dem Klima ihre kennzeichnende Ausgestaltung verdanken, ist es bei anderen mehr die physi-

kalische und chemische Eigenheit des Bodens, die der Vegetation den xeromorphen Typus aufprägt. Unter die Formationen der letzteren Art ist die Heide zu rechnen, jene Gelände des nördlichen Europas, die mit immergrünen, kleinblättrigen Zwergsträuchern bewachsen sind, vorzugsweise mit Calluna vulgaris, dem Heidekraut. Im Nordwesten Deutschlands ist die Calluna-Heide großartig entwickelt, allbekannt und berühmt besonders im Gelände der Lüneburger Heide. Die ganze Vegetation der Heide zeigt xerophilen Bau, und dieser hat seinen Grund vorzugsweise in der Natur des Bodens, der sandig, nährstoffarm ist. An der Oberfläche wird durch die sich verfilzenden Pflanzenreste, von Wurzeln, Rhizomen, Moos usw., eine dichte, zähe Decke gebildet, der sogenannte Rohhumus oder Heidetorf, der die Luft von den darunter liegenden Schichten abhält und Humussäuren sowie in größerer Tiefe den gefürchteten Ortstein entstehen läßt. Rohhumus, diese wenig verarbeitete organische Decke, tritt im Laubwald nur selten auf; wo er aber einmal, z. B. im Buchenwalde nach Niederschlagen eines Bestandes, sich gebildet hat, da dringt leicht die Heide gegen den Wald vor. Die Rohhumusdecke kann auf der Heide viel Wasser aufnehmen, trocknet aber gewöhnlich wieder rasch aus; wo sie jedoch, in Senkungen, dauernder naß bleibt, ist auch kein Hindernis für den Bestand der Heide gegeben, denn der Boden bleibt sehr arm an Nährstoffen, und die freien Humussäuren bewirken, daß das Wasser und die in ihm gelösten Salze schwer absorbierbar für die Pflanzen sind, so daß es nicht anders ist, als ob der Boden trocken wäre. Er ist zwar nicht „physikalisch", aber „physiologisch" trocken.

Die wichtigste und verbreitetste Form der Heide ist die Calluna-Heide, die mit einer Massenvegetation von Calluna vulgaris bedeckt ist. Der immergrüne Zwergstrauch des Heidekrautes gibt der Landschaft ihren eigenen stimmungsvollen Reiz; im Hochsommer, wenn es in Blüte steht, erscheint die Heide wie von roten Blütenwellen übergossen, gegen die die dunklen ernsten Büsche des Wacholders abstechen, die häufig reichlich eingestreut sind. Andere Begleiter des Heidekrautes sind einige Arten von Erica, die Rutenform des Besenginsters (Sarothamnus), Thymus serpyllum, von Gräsern besonders Weingaertneria mit sehr dichten kompakten Rasen von nadelfeinen Blättern, dann Flechten, wie die Renntierflechte (Cladonia rangiferina) und andere. An Plätzen mit dauernder Feuchtigkeit geht die Heide leicht in ein Heidemoor mit Torfmoosen (Sphagnum) über, worauf an anderer Stelle noch eingegangen wird.

Ein häufig mit Heidevegetation vergesellschafteter Baum ist in Norddeutschland die Kiefer, Pinus silvestris; alle Übergänge finden sich von Kiefernwäldern zu Kiefernheiden oder Heiden mit eingestreuten Kiefern. Die Kiefer ist sehr anspruchslos und nimmt mit nährstoffarmem trockenem Sandboden vorlieb. Der Kiefernwald ist immer licht und läßt Sonne und Luft leicht zum Boden hindurchdringen und ihn austrocknen; die Vegetation des Bodens ist daher xerophil und im wechselnden Verhältnis aus all den Arten zusammengesetzt, die auch die Heide bilden. Gleichfalls auf den nassen nährstoffarmen Moorboden geht die Kiefer über, wovon noch später die Rede sein wird.

B. Halophile Formationen.

In den sehr trockenen Gebieten, deren Vegetation im vorigen Abschnitt geschildert wurde, finden sich oft ausgedehnte Gelände, in denen der Boden reich an Salz ist; sie tragen eine eigentümliche Flora. Diese wurde dort übergangen, da die Salzflora eine zusammenhängende Betrachtung verdient. Die Formationen, in denen die Salzpflanzen oder Halophyten vorherrschen, haben nämlich bei aller sonstigen Verschiedenheit des Bodens und Klimas soviel Gemeinsames, daß sie eine geschlossene Gruppe darstellen. Das Salz im Boden ist der ausschlaggebende Faktor, gegen den alle anderen zurücktreten, so besonders die mehr oder weniger große Feuchtigkeit, sonst das wichtigste Agens für die Gestaltung der Pflanzenwelt überhaupt. Gebiete, in denen Chlornatrium reichlich im Boden vorhanden ist, sind zunächst die Küsten aller Meere, dann im Inlande Stellen, wo Salzquellen zu Tage treten, ferner besonders alter trocken gewordener Meeresboden, der nicht ausgelaugt wurde. Am ausgedehntesten findet sich solcher in Zentralasien, in den Wüsten des Mittelmeergebietes, in Argentinien, auch im Innern von Nordamerika. Alle Halophyten zeigen Anpassungen, wie sie sonst auch bei den Xerophyten vorkommen. Zwar findet sich bei den Salzpflanzen nur selten die starke Verholzung, die so viele Pflanzen trockener Gelände auszeichnet; auch fehlt durchschnittlich die dort so häufige, starke filzige oder wollige Behaarung. Dagegen ist besonders häufig die Sukkulenz ausgeprägt; Stengel und Blätter sind fleischig und saftstrotzend; oder die Blätter sind stark verkleinert, wodurch die Oberfläche vermindert wird.

Fragt man nun nach den Gründen einer Anpassung, die jener der Xerophyten parallel geht, so ist zunächst zu sagen, daß Chlornatrium für die Pflanzen kein Nährsalz ist, also ohne Schaden für ihr Gedeihen im Boden fehlen kann und im Gegenteil nur in geringer Menge von den Pflanzen vertragen wird. In größerer Menge vorhanden, übt es auf die meisten Pflanzen eine Giftwirkung aus, und nur wenige Gewächse, eben die typischen Halophyten, haben sich an Chlornatrium soweit angepaßt, daß sie eine Konzentration von 2—3% in einer Nährlösung vertragen. Die Sukkulenz bietet somit den Salzpflanzen große Vorteile; es wird durch die Oberflächenverminderung die Verdunstung herabgesetzt; es braucht nur wenig Wasser und damit auch nur weniger gelöstes Salz aus dem Boden aufgenommen zu werden, und eine übermäßig große Anhäufung von Salz wird vermieden. Dann wird das Wasser in den fleischigen Geweben aufgespeichert, wie auch sonst noch Einrichtungen vorhanden sind, um das gewonnene Wasser festzuhalten. Ferner ist die durch die Sukkulenz erreichte Sparsamkeit mit Wasser von Vorteil, weil einmal die Halophyten vielfach auf trockenem Steppen- und Wüstenboden wachsen, aber auch, wenn sie auf feuchtem Boden stehen, wie an Meeresküsten, nur schwer den Salzlösungen Wasser mit den Wurzeln entziehen können, so daß auch feuchter Salzboden physiologisch trocken erscheint.

Die Sukkulenz der Halophyten wird durch das Salz im Boden unmittelbar hervorgerufen. Es läßt sich beobachten, daß halophile Pflanzen an Standorten, die nur wenig Salz enthalten, viel dünnere Blätter oder Stengel besitzen als an salzreichen, so daß die Salzlösung unmittelbar strukturändernd einwirkt. Ebenso zeigt es sich, daß gewisse Salzpflanzen (Cakile maritima, Salicornia herbacea) bei Kultur auf salzarmem Boden dünnere, weniger saftreiche Blätter bekommen.

Die Hauptrolle bei der Besiedelung salzhaltiger Gelände spielt der Ausschluß vieler Konkurrenten. Nur eine beschränkte Anzahl von Arten kann auf Salzboden wachsen; sie besiedeln ihn, und zwar ist die Bewachsung sehr offen und licht. An normalen Standorten können die Halophyten nicht mit den anderen Pflanzen in Wettbewerb treten und werden von ihnen verdrängt. Dabei sind sie meist garnicht auf Salzboden angewiesen, sondern können auch auf normalem Boden wachsen; sie haben eben in der freien Natur nur keine Aussicht, sich an anderen als salzhaltigen Stellen dauernd zu halten.

Da das Salz im Boden ein so wichtiger Faktor ist, so zeigen die Halophyten aller Länder viel Gemeinsames, und es gibt eine Anzahl solcher Pflanzen von weitester

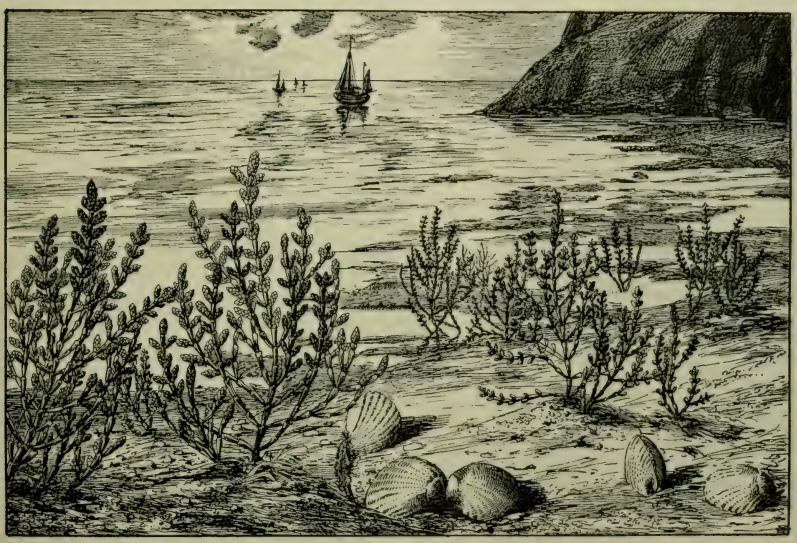


Abb. 30.
Salicornia-Pflanzen an der Nordseeküste. (Nach einer Zeichnung.)

Verbreitung. Die echteste Familie halophiler Gewächse, deren Anghörige nirgends fehlen, wo es eine Salzflora gibt, sind die Chenopodiazeen, die nun auch die erwähnten Anpassungen am ausgeprägtesten zeigen. So kommen sie an allen Küsten vor.

An der Nordsee umsäumen hohe Sanddünen das Meer, oder flache Watten liegen zur Ebbezeit weit hinaus frei und werden zur Flutzeit wieder vom Meerwasser bespült. Der erste Ansiedler, der sich auf dem feuchten salzgetränkten Schlickboden halten kann, ist das blattlose Kraut Salicornia herbacea mit dickfleischigen kurzen Stengelgliedern. Dann folgen auf dem Boden, der der Überschwemmung nicht mehr so stark ausgesetzt ist, andere halophile Pflanzen mit fleischigen Blättern, Glaux maritima, häufig in Beständen, ein zierlich niederliegendes Kraut mit länglichen Blättern, Plantago maritima, mit schmalen dicklichen Blättern im Gegensatz zu seinen inländischen Verwandten,

Juncus Gerardi, eine kleine Form der Gattung mit kriechendem Rhizom, Statice maritima, mit dichtem Rasen schmaler Blätter und Schäften mit Köpfchen rötlicher Blüten, und andere. Langsam mischen sich auf ansteigendem Boden weniger salzliebende Pflanzen ein, allmählich erfolgt der Übergang zur Wiese. So lange der Boden mindestens zu bestimmten Zeiten im Jahr Überschwemmungen durch das Meer ausgesetzt ist, wird die Strandwiese nur als Schafweide benutzt, die wirkliche Weide des Marschlandes wird gewöhnlich erst durch den Schutz der Deiche erreicht, vor denen sich die Watten dehnen.

Eine Anzahl der Salzpflanzen findet sich im Inlande (Mark Brandenburg usw.) auf salzhaltigen Wiesen wieder (Triglochin, Plantago maritima usw.).

Abb. 31.
Düne an der Nordsee mit Strandhafer. (Nach einer Photographie.)

Die Wattenmeere liegen an der Nordsee zwischen einem Gürtel von Inseln und dem Festlande; von den Inseln aus grenzen Sanddünen an die freie See. Hier ist der eigentliche Strandboden pflanzenlos, erst in gewisser Höhe zeigen die Dünen spärliche Bewachsung. Der Standort ist außerordentlich ungünstig, trocken, durchlässig und arm; dazu kommt der Salzgehalt und die Beweglichkeit des Sandes, der die Pflanzen zu verschütten droht.

Die erste Vegetation bilden Salsola kali, eine einjährige fleischige, sparrige Chenopodiazee mit kleinen stechenden Blättern, und die Kruzifere Cakile maritima, die gleichfalls einjährig ist, kahl, weit verzweigt, fleischig, mit Trauben von ansehnlichen rötlichen Blüten; ihnen schließt sich an Triticum junceum, eine Graminee mit kriechenden Rhizomen. Sie besiedeln den Dünenboden, der noch durch den Einfluß des Meerwassers etwas gebunden ist; weiter hinauf, wo der lockere Sand vom Winde bewegt wird, herrschen in ganzen Beständen zwei Gräser, Calamagrostis (Psamma) arenaria, der Helm, und Elymus arenarius, der Strandhafer. Sie kriechen mit ihren Rhizomen weithin durch den Sandboden; werden sie vom Sande verschüttet, so wachsen sie wieder über die Oberfläche empor, so daß schließlich die ganze Düne bei ihrem Wachstum von den Rhizomen der Gräser durchzogen wird und nur dadurch einen gewissen Halt gewinnt. Die meterhohen Halme und die starren Blätter haben eine graugrüne oder weißgrüne Farbe. An auffallenden Pflanzen finden

sich Eryngium maritimum, der Mannstreu, dem so vielfach an den Küsten der Nordsee und Ostsee von Liebhabern nachgestellt wird; die Wurzeln kriechen tief im Sande, die ästigen, hohen Stengel und die lederigen, dornig gezähnten Blätter sind weißlich grün, lila angelaufen; die ansehnlichen Blütenköpfe sind lila gefärbt. Dann die schöne Zwergrose Rosa pimpinellifolia, die öfters weite Strecken überzieht, ein kleiner, sparriger, stacheliger Strauch mit weißen Blüten, ferner Lathyrus maritimus, eine kräftige Pflanze mit purpurblauen Blüten. Eingeschleppt ist die schon früher erwähnte Nachtkerze, Oenothera biennis, die auf den Dünen der Nordseeinseln häufig in großen Mengen auftritt. Weiter nach innen zu auf den feststehenden Dünen wird die Vegetationsdecke allmählich dichter, bis die Heide sich anschließt. Große Bestände von Calluna vulgaris bedecken den Boden; an einzelnen Stellen herrscht die Glockenheide Erica tetralix, ein Sträuchlein mit zierlichen fleischfarbenen Glockenblüten, oder die Rauschbeere Empetrum nigrum, ein heideartiges Sträuchlein, das besonders durch seine schwarzen Beerenfrüchte auffällt.

In den tropischen Gegenden ist der Sandstrand von einer ökologisch ähnlichen Vegetation wie an der Nordsee besiedelt. Schimper beschreibt sie uns von Java mit ihren Anpassungen an Trockenheit und Lockerheit des Bodens. Besonders kennzeichnend ist eine Graminee, Spinifex squarrosus, ein steifes, bläuliches Gras mit großen kugeligen Blütenständen. „Spinifex bedeckt manchmal für sich allein, in zahllosen, anscheinend selbständigen Stöcken die äußersten Dünen am Indischen Meere; nähere Untersuchung ergibt in vielen Fällen, daß auch weit von einander entfernte Stöcke durch federkiel- bis fingerdicke, im Sande mehr oder weniger vergrabene Stolonen verbunden sind, die an den Knoten Wurzeln und Blattbüschel erzeugen. Letztere verdanken ihr fahles Aussehen, ähnlich wie unsere Sandgräser, einem Wachsüberzug." Andere Gewächse schließen sich in der Art ihres Wachstums an, so die über die ganzen Tropen verbreitete Ipomoea pes caprae, eine großblütige Konvolvulazee, die ihren Namen von den eingeschnittenen Blättern hat. Ihre niederliegenden Sprossen kriechen, überall durch Wurzeln befestigt, weithin, so daß sie den Sand mit einem engmaschigen Netze bedecken und festhalten. Nach dieser Pflanze hat man die typische Formation des Sandstrandes in den Tropen die Pes-caprae-Formation genannt. Ganz anders dagegen ist die tropische Strandvegetation entwickelt an Standorten mit ruhigem Wasser, in Buchten oder an Flußmündungen; hier herrscht die Gebüsch- und Waldformation der Mangrove, eine Formation von eigentümlichster Ausgestaltung und hervorragendster Anpassung, unverkennbar in allen Tropengegenden von gleichem Gesicht. Der dunkelgrüne, ununterbrochene Waldsaum umgibt die Küste im Bereiche der Flut, wo der Boden zur Ebbezeit frei liegt, zur Flutzeit aber mit der Basis der Bäume unter Wasser verschwindet. Der Boden ist ein tiefer, zäher, schwärzlicher Schlamm; er bietet also der Vegetation, da er salzreich, weich und luftarm ist, sehr ungünstige Bedingungen, die sich in den Anpassungen der Mangrovepflanzen wiederspiegeln. Der Typus dieser Vegetation ist die Gattung Rhizophora, die den äußeren Saum der Mangrove nach dem Meere zu bildet, also besonders der Überschwemmung zur Flutzeit ausgesetzt ist. Der niedrige, breitbuschige Baum ist in der weichen Unterlage mit einem ganzen System von Stützwurzeln befestigt, die aus dem Stamm und den stärkeren Ästen entspringen und im weiten Bogen sich in den Schlamm senken;

zur Ebbezeit erhebt sich das ganze Gerüst frei über dem Boden. Die Basis des Stammes selbst stirbt früh ab, so daß allein die Stützwurzeln den Baum im Boden verankern. Zugleich dienen sie als Atmungsorgan, da ihr Inneres durch zahlreiche Lentizellen mit der Atmosphäre in Verbindung steht. Überhaupt sind bei allen Mangrovepflanzen viel Lufträume vorhanden, da die unterirdischen Teile in einem sehr zähen Schlamm stecken. Die ledrigen Blätter zeigen stark xerophile Struktur, die Kutikula auf der Epidermis ist dick, im Inneren finden sich Schleimzellen und Wassergewebe. Besonders auffallend ist die Viviparie der Rhizophora; der Keimling der einsamigen Frucht wächst am Baum aus; das Stämmchen durchwächst das Fruchtgewebe und erreicht keulenförmig, frei von den Zweigen herabhängend eine Länge von ½ m, ja selbst bis zu 1 m. Bei seiner Schwere fällt der Keimling senkrecht herab und bohrt sich in den Schlamm ein; sofort brechen dann Seitenwurzeln hervor, die ihn im Boden befestigen. Die eine Art, Rh. mangle, lebt in den Mangroven von Amerika, die andere, Rh. mucronata, ist von Australien bis nach Ostafrika verbreitet. Der amerikanischen Mangrove schließen sich nur wenige Arten an; viel formenreicher ist die Mangrove in der alten Welt, besonders in Malesien entwickelt (mehrere Abbildungen in der Abteilung Tropenvegetation dieses Bandes.)

Ist der Boden der Mangrove reich mit Wasser getränkt, so sind anderseits in Wüsten und wüstenähnlichen Formationen Gelände vorhanden, bei denen sich extreme Trockenheit mit Salzreichtum im Boden verbindet. So in der Sahara, wo auf große Strecken hin die Erde mit Salz imprägniert ist; in einzelnen Depressionen, wo im Winter unterirdisches Wasser zur Oberfläche kommt und verdunstet, ist eine Salzkruste ausgebildet, die in der Sonne erglänzt. Die Flora ist arm, von trostlosem Eindruck; wo es noch angängig ist, entwickeln sich sukkulente Chenopodiazeen und einige Pflanzen, deren oberirdische Organe Salz ausscheiden. Hierher gehört die strauchartige rosablühende Plumbaginazee Limoniastrum Guyonianum, deren Blätter Salz in kleinen Körnchen ausscheiden. Diese nehmen den Tau auf, so daß die Pflanze mit kleinen Tröpfchen bedeckt ist, auch wenn auf anderen Arten bei geringer Luftfeuchtigkeit kein Tau niedergeschlagen wird; ohne Zweifel vermag die Pflanze diese Flüssigkeit trotz der starken Konzentration aufzunehmen. Bewohnt Limoniastrum salzhaltigen Sandboden, so sind auf mehr bindigem Boden fleischige Chenopodiazeen teilweis von strauchigem Habitus entwickelt: Arthrocnemon macrostachyum, Halocnemon strobilaceum und Suaeda vermiculata. Kleine Bäumchen bilden die Tamarix-Arten, deren rutenschlanke Zweige nur winzige schuppenförmige Blättchen tragen: auch hier scheiden kleine Drüsen ein salziges Sekret aus, das ausgetrocknet wie ein grauer Staub die Pflanze bedeckt. Auf eine interessante Art befreit sich vom Überschuß an Salz eine Chenopodiazee, die in der Sahara auf steinigen Orten wächst, Anabasis articulata, ein Sträuchlein mit fleischigen, gegliederten Zweigen, deren Blätter auf kleine Schuppen reduziert sind. Die älteren Zweige fallen ab und liegen um den Busch herum wie „versteinerte Regenwürmer". In die Zweige, deren Abfall bevorsteht, läßt die Pflanze Salz hineinwandern, so daß sie vor einer selbst für typische Halophyten schließlich verderblichen Konzentration von Salz bewahrt bleibt, wenn die Zweige abgestoßen werden.

Große Flächen salzhaltigen Bodens, die auch in Salzsümpfe und Salzseen übergehen, finden sich in Vorderasien und Zentralasien. Am großartigsten sind die Salz-

wüsten im Innern des persischen Hochlandes entwickelt. Die Wasserläufe, die von den Randbergen ins Innere des Hochlandes gehen, suchen Einsenkungen des Bodens auf, wo sie sich zu Seen oder Sümpfen sammeln. Da sie durch Gips- und Steinsalzlager hindurchgehen, bringen sie die Salze mit, die bei fortdauernder Verdunstung des Wassers sich allmählich anhäufen. Die Seen zeigen bei tiefem Wasserstand zur Trockenzeit breite Säume von Salz, die Sümpfe (Kewir) trocknen mehr oder weniger aus und hinterlassen Krusten krystallinischen Salzes. Organisches Leben ist hier so gut wie ausgeschlossen, das ganze Gebiet ist Wüste, nur vereinzelt findet sich hie und da im Kewir eine Gruppe von Chenopodiazeenbüschen. Wo die Bedingungen günstiger sind, das Salz also im Boden weniger die Herrschaft hat, wird die Halophytenvegetation kräftiger, immer besonders von saftigen, fleischigen Chenopodiazeen zusammengesetzt. Allerhand Übergänge zur Sand- und Steinsteppe oder -wüste lassen sich verfolgen. Ähnliche Formationen, von Salzpflanzen gebildet, erstrecken sich weit hinein ins zentrale Asien. Besonders bemerkenswert in ihrer Flora ist der vom Turkestan und vom Ural bis nach Persien verbreitete Saxaul, Haloxylon ammodendron, ein Bäumchen von krüppelhaftem Wuchs, das gruppenweise in Salzsteppen oder -wüsten wächst, die einzige baumartige Chenopodiazee. Der Saxaul gleicht mit seinen blattlosen Zweigen „einem grün gefärbten Bündel von Reisern".

In den Pampas Argentiniens sind gleichfalls ausgedehnte Gebiete vorhanden, in denen der Boden stark salzhaltig ist. Flache Salzseen können austrocknen und das Salz zu Tage treten lassen, oder an ihrem Rande blüht das Salz aus und läßt keinerlei Vegetation aufkommen.

C. Hygrophile Formationen (Wasser- und Sumpfgewächse).

Die Wasserpflanzen, d. h. solche Gewächse, deren Vegetationsorgane dauernd untergetaucht leben oder zum Teil auf der Wasseroberfläche ausgebreitet schwimmen, zeigen die mannigfachsten Anpassungen an ihren Standort. Die Lebensbedingungen sind von denen der Landpflanzen verschieden genug. Das Licht, von dem die Assimilation auch bei den Wasserpflanzen abhängig ist, wird durch die Reflexion an der Oberfläche und durch die Absorption im Wasser geschwächt. Da das Wasser rings die Organe umgibt, so fällt die Verdunstung aus der Oberfläche, das wichtigste Agens für die Wasserbewegung der Landpflanzen, fort. Das Wasser enthält zugleich die gelösten Nährsalze, die also überall mit der Oberfläche, nicht nur mit den Wurzeln aufgenommen werden können; ebenso ist bei der Aufnahme bezw. der Abscheidung von Sauerstoff und Kohlensäure die ganze Oberfläche beteiligt. Die Luftzufuhr zu den Geweben ist sehr erschwert, besonders droht die Gefahr eines eintretenden Mangels an Sauerstoff, der die Lebenstätigkeit der Atmung aufrechterhalten muß. Die Blätter von Pflanzen, die, am Boden ruhiger Gewässer wurzelnd, untergetaucht leben (Vallisneria, Potamogeton ꝛc.), haben den Typus von Schattenblättern, da Licht nur abgeschwächt zu ihnen dringt und die Transpiration keine Rolle spielt. Sie sind dünn, mit lockerem, grünem Gewebe und großen, luftführenden Interzellularen; die Epidermis zeigt

schwache Wände und eine sehr dünne Kutikula, häufig führt sie auch Chlorophyll, da sie ihrer eigentlichen Funktion als Schutz- und Wassergewebe entkleidet ist; die Spaltöffnungen, die sonst den Gasaustausch vermitteln, sind verkleinert und funktionslos. Häufig sind die Blätter in viele feine Zipfel zerteilt (*Myriophyllum* ꝛc.), wodurch der Gasaustausch bei Vergrößerung der Oberfläche erleichtert wird. In alle Gewebe dringen luftführende große Interzellularen und Luftkanäle, auch in Gewebe, wo sie bei Landpflanzen fehlen (Rhizome, Wurzeln); der bei der Assimilation gebildete Sauerstoff wird so auch in die nicht grünen Gewebe geleitet, um die Atmung zu ermöglichen. Da rings das lebenspendende Element die Pflanze umspült, so fällt die wichtigste Aufgabe der wasserleitenden Bahnen mit ihren verholzten Elementen fast ganz fort, und demgemäß sind die Gefäßbündel äußerst reduziert. Ebenso auch die mechanischen Elemente, da bei Wasserpflanzen im ruhigen Wasser an die Festigkeit des ganzen Gerüstes nur geringe Anforderungen gestellt werden.

Bei den am Boden wurzelnden Wasserpflanzen haben die Wurzeln hauptsächlich die Aufgabe der Befestigung der Pflanze, ihre zweite Funktion der Wasseraufnahme kommt kaum in Betracht. Bei dauernd schwimmenden Wassergewächsen sind denn auch die Wurzeln häufig bis auf die jüngste Anlage geschwunden (*Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Aldrovandia*). Bei den zierlichen schwimmenden Lemnazeen sind die dicklichen, blattlosen Sproße entweder wurzellos (*Wolffia*) oder mit feinen, fadenförmigen Wurzeln versehen (*Lemna*), die wohl hauptsächlich die Aufgabe haben, dem Sproß die Stellung zu sichern.

Zahlreiche Wasserpflanzen wurzeln im Boden und entwickeln Schwimmblätter, deren Spreite flach dem Wasser aufliegt. Je nach der Wassertiefe ist dann die Länge der Blattstiele sehr verschieden. Hierher gehören die schönsten Wasserbewohner, die Nymphäazeen. Ihre oft großen Blattspreiten sind rundlich schildförmig, derb und als Luftblätter gekennzeichnet, mit kräftiger Epidermis ohne Chlorophyll und Spaltöffnungen auf der Oberseite. Diese ist glatt und glänzend, vom Wasser nicht benetzbar. Außerdem ist der Rand noch z. B. bei der *Victoria regia* ringsum aufgebogen.

Bei bestimmten Arten von Landpflanzen treten an einzelnen Individuen, die an besonders nassen Standorten wachsen, Merkmale von Wasserpflanzen auf; derartiges ist bei *Cardamine pratensis* beobachtet worden.

Regelmäßige Übergänge von Land- zu Wasserformen finden sich z. B. bei den von Glück eingehend auch experimentell untersuchten Alismatazeen, deren bekannteste Gattungen *Sagittaria* (Pfeilkraut) und *Alisma* (Froschlöffel) sind. Sie wachsen häufig, wenn auch nicht bestandbildend an den Rändern von Teichen und Flüssen. Sie besitzen eine kurze gestauchte Sproßachse, an der spiralig die Laubblätter gereiht sind. Diese zeigen zwei grundsätzlich verschiedene Formen, das gleichmäßig linealische Blatt oder Bandblatt, dann das Spreitenblatt, das in Stiel und Spreite gegliedert ist. Im normalen Entwicklungsgang des Individuums werden zuerst Bandblätter ausgebildet, dann nach einigen Übergangsformen Spreitenblätter. Ist also somit die Ausbildung von Bandblättern nicht unmittelbar als Anpassung an das Wasserleben zu deuten, so läßt sich doch das Verhältnis im Auftreten der Blätter durch Standortsbedingungen im Experiment abändern; dies erfolgt auch im Freien durch den Standort. Wasserformen, die dauernd untergetaucht leben, haben im all-

gemeinen linealische Wasserblätter; Schwimmformen haben Blätter mit untergetauchten Blattstielen und schwimmenden flachen Spreiten; Landformen haben in Stiel und Spreite gegliederte, ganz von Luft umgebene Blätter, die im anatomischen Bau von den Schwimmblättern abweichen. Werden nun z. B. Keimlinge dauernd im tieferen Wasser gehalten, so entwickeln sie nur Wasserblätter; in flacheres Wasser gebracht, entwickeln sie Übergangsformen und Schwimmblätter. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung das Versetzen von jungen Landformen in Wasser; sie werden dann nach kurzer Zeit einem Umbildungsprozeß unterworfen, indem nunmehr Schwimmblätter, oder bei größerer Tiefe, wenn die Streckungsfähigkeit des Stieles nicht mehr ausreicht, um die Spreite an die Oberfläche zu bringen, Bandblätter gebildet werden. Diese Unterschiede sind nun bei nahe verwandten Formen, die sich dauernd mehr oder weniger durch den Standort unterscheiden, ständige geworden, so bei Alisma plantago und A. graminifolium. Im allgemeinen überwiegen bei der ersteren Art Schwimmblätter und Luftblätter, bei der letzteren Bandblätter, die auch bei stattlichen blühenden Exemplaren entwickelt sind.

Die bisher erwähnten Wasserpflanzen leben in ruhigen oder verhältnismäßig schwach bewegten Gewässern; in den Tropen aber gibt es eine Pflanzenfamilie, deren Arten sich auf das auffallendste an ein Leben in starker Strömung angepaßt haben. Es sind dies die Podostemonaceae, die in der Alten und Neuen Welt verbreitet sind und in Flüssen und Bächen besonders an reißenden Stellen, an Stromschnellen und Wasserfällen Steinblöcke besiedeln. Sie sind in der Gliederung ihres Vegetationskörpers stark reduziert und gleichen oft, flach den Steinen angedrückt, im Habitus Thallusgewächsen, etwa an Lebermoose oder Algen erinnernd. Merkwürdig sind besonders die Wurzeln, die breit wie Rhizome, mit Haftorganen versehen, über Felsen hinkriechen und assimilieren können; aus ihnen gehen die vielfach sehr reduzierten und schlaffen, dem Wasser nachgehenden Sprosse hervor, deren Blätter klein oder bei stärkerer Entwicklung vielfach geteilt sind. Dem starken ummodelnden Einfluß des strömenden Wassers, der sich in so hervorragender Weise bei den Vegetationsorganen zeigt, haben die Blüten widerstanden, die auf Bestäubung in der Luft angewiesen sind. Die tropischen Flüsse gehen in der Trockenzeit stark zurück; die Steine mit den Podostemonazeen erreichen die Oberfläche, und dann entfalten sich die kleinen Blüten, die vorher von Scheiden umhüllt waren. Nach ihrem Blütenbau wird die Familie, die sehr selbständig dasteht, in die Reihe der Rosales gerechnet.

Die Grenze zwischen Wasserpflanzen und Sumpfpflanzen ist nicht sicher zu ziehen, es gibt vielfache Übergänge. Die Sumpfpflanzen sind an dem größten Teil ihres Vegetationskörpers von Luft umgeben, nur ihre Basis, Rhizome und Wurzeln leben im nassen humusreichen Boden und unter Wasser; schlank und unverzweigt ragen gewöhnlich die aufrechten Sprosse auf, wie bei den Seggen, den Scirpus-Arten und beim Halmenwald des Rohrgrases Phragmites. Meist sind die Sumpfgewächse ausdauernd mit kriechenden Grundachsen, durch Ausläufer sich vermehrend. Wie bei den Wasserpflanzen ist bei den untergetauchten Pflanzenteilen der Sumpfgewächse die Luftversorgung schwierig und es wird deshalb ein besonderes Gewebe ausgebildet, das Schenk als Aërenchym (Luftgewebe) bezeichnete.

Wie Sumpf- und Wasservegetation zusammenlebt, dafür sollen zunächst einige

Beispiele aus Norddeutschland gegeben werden, die zugleich die Verlandungserscheinungen und die damit zusammenhängende Bildung der Moore zeigen. Am Boden der kleineren oder größeren Seen, die in der Ebene durch die nach der Eiszeit erfolgte Oberflächengestaltung zurückgeblieben sind, oder in stillen Buchten und Armen an norddeutschen Flüssen, sammelt sich langsam sogenannter Faulschlamm (Sapropel), der aus den Resten von Wasserpflanzen, von kleinen schwebenden Algen und Diatomeen, oder von kleinen tierischen Planktonformen, die zu Boden sinken, entsteht. Es ist eine weiche, schlammige Masse, die langsam den Boden aufhöht, bis nach dem Rande

Abb. 32.
Verlandung an einem See in der Mark; links Typha angustifolia, im See Carex stricta und Nymphaea alba. (Aufnahme von E. Pritzel.)

des Gewässers zu sich allmählich Wasserpflanzen mit schwimmenden Blättern und Sumpfpflanzen ansiedeln können, die vom Ufer her vordringen. Die am weitesten herausgeschobenen Sumpfpflanzen sind häufig Scirpus lacustris oder auch Typha latifolia. Dann schließt sich ein mehr oder weniger breiter Gürtel von Röhricht (Phragmites communis) an, der häufig eine gewaltige Entwicklung zeigt. Die dichtstehenden, im Winde rauschenden und sich neigenden, hohen, schlanken Halme, die jährlich aus den Rhizomen gebildet werden, beherrschen das Bild der Vegetation vollständig. Zwischen ihnen oder an einzelnen Stellen kleinere eigene Bestände bildend, siedeln sich andere hochwüchsige Arten an, Glyceria spectabilis, Iris pseudacorus, Butomus umbellatus, Sparganium, Ranunculus lingua, Cicuta virosa. Die Vegetation geht ins flache Wasser hinaus, das noch zwischen den einzelnen Pflanzen sichtbar ist und den

Grund ihrer aufragenden Sprosse umspült; auf dem Wasser schwimmen hier andere Arten wie Hydrocharis morsus ranae. Unter Wasser geht die Zersetzung der Pflanzenteile wegen des Mangels an Luft nur langsam und unvollständig vor sich; abgestorbene Rhizomteile, untersinkende Stengelteile usw. bleiben in ihrer Struktur teilweis erhalten und bilden Torf. Der Boden wird dadurch allmählich aufgehöht, die unterirdischen Rhizome geben ihm eine gewisse Festigkeit, und der Gürtel von Röhricht kann sich langsam weiter in das Wasser hinaus vorschieben; das Gewässer verlandt, ganz allmählich vom Ufer her. Auf das Röhricht folgt, wenn der Boden einigermaßen genügende Festigkeit gewonnen hat, ein Waldstreifen mit Erlen, das Erlensumpfmoore häufig noch mit Lachen stehenden Wassers; in ihm gedeihen Sumpfpflanzen, wie Caltha palustris, Menyanthes trifoliata, Iris und Calla. Wird der Boden noch mehr durch die Torfbildung angehöht und trockener, stets ohne offene Wasserstellen, so wandelt sich der Unterwuchs im Erlenwald, Hopfen findet sich ein, Brennessel, Paris quadrifolia usw.

An Stelle der Erlen, besonders wo regelmäßige Überschwemmungen keinen Wald aufkommen lassen, oder mit ihnen wechselnd, können auch krautige Gewächse, besonders Seggen (Carices) eine geschlossene Vegetationsdecke bilden, unter der zunächst noch viel schlammiges Wasser vorhanden ist. Der Boden ist schwankend und schwappig, unbetretbar und wird bei jeder Belastung durchbrochen. Erst allmählich wird durch die sich verstrickenden Rhizome und Wurzeln der Gewächse die Decke dichter; die unterirdischen, im wässerigen Boden sich nicht zersetzenden Teile bilden den Torf; je höher die Entwicklung dieses Torflagers geht, desto größer wird der Druck auf die unteren Teile, desto fester der ganze Boden, schließlich können sich Torflager von großer Mächtigkeit bilden, die abbauwürdig sind. Der getrocknete Torf, der zum größten Teil aus der unzersetzten organischen Substanz besteht, ist als Brennmaterial verwendbar. Gelände dieser Art werden als Wiesenmoore (Niedermoore, Grünlandmoore) bezeichnet. Ihre Vegetation wird, wie erwähnt, besonders von Carex-Arten gebildet, denen sich andere Zyperazeen, wie das Wollgras Eriophorum oder Scirpus-Arten anschließen, ferner Equisetum, Schachtelhalm, und von Gräsern Aira caespitosa und Agrostis vulgaris; von auffallender blühenden Arten sind zu erwähnen Menyanthes trifoliata, der Bitterklee, Parnassia palustris, Geum rivale, mehrere Orchis-Arten, dann am häufigsten und am massenhaftesten auftretend Caltha palustris, die Sumpfdotterblume. Unter den höheren Gewächsen lebt eine niedrige Bodenvegetation von Moosen, besonders Arten der Gattungen Hypnum und Mnium. Der Boden der Wiesenmoore ist sauer, da sich bei der unvollkommenen Zersetzung Humussäuren ausbilden; die Gelände werden daher auch als saure Wiesen bezeichnet. Für den Landwirt verbindet sich mit diesem Namen der Begriff der geringen Nutzbarkeit.

Vom Erlenbruch aus steigt das Gelände ganz langsam weiter an, an Stelle der Erle tritt lichter Birkenwald (Betula pubescens), in den sich allmählich Kiefern einmischen. Die Baumformen werden immer kleiner und dürftiger; mit zunehmender Erhöhung des Geländes wird der Grund der Stämme von Torfmoos, Sphagnum, umwachsen, das die Bäume langsam zum Absterben bringt. In dieser Übergangszone siedeln sich reichlich die Erikazeen an, wie Ledum palustre, Andromeda polifolia, Vaccinium oxycoccos und Vaccinium uliginosum.

An die letzten krüppeligen und verkümmerten Exemplare der Kiefer schließt sich dann ein leicht gewölbter Hügel, aus Torfmoosen gebildet, an, zu denen sich einige Moorpflanzen gesellen. Wir befinden uns im Hochmoor oder Heidemoor, das in allen Beziehungen grundverschieden vom Wiesenmoor ist. Die Torfmoose, Arten der Gattung Sphagnum, die es aufbauen, sind merkwürdige Gewächse. Ihre zierlichen, dichtbeblätterten Stämmchen haben eine schwammige Rinde von dünnwandigen Zellen, deren Wände zahlreiche offene Poren zeigen, so daß das Wasser leicht zirkulieren kann. In den Blättern der Torfmoose werden zweierlei Zellen ausgebildet, grüne assimilierende Zellen und größere hyaline, die durchlöchert und öfters auch auf mannigfache Weise an den Wänden ausgesteift sind; sie dienen der Wasserbewegung und -Speicherung. So vermögen die dichten graugrünen oder gelbgrünen Rasen der Torfmoose Wasser, das ihnen besonders vom Regen zukommt, wie ein Schwamm aufzusaugen und festzuhalten; die ganze Moorfläche ist von Wasser durchtränkt. Die Sphagnum-Pflanzen wachsen nach oben weiter und sterben unten ab; man kann hier nicht von einzelnen Pflanzen oder Individuen reden; da die sich verzweigenden Äste oben immer fortwachsen und unten schließlich durch das Absterben ihren Zusammenhang verlieren. Jedenfalls bildet das Torfmoos eine dichte Decke, die sich langsam hebt. In der Mitte der Moorfläche ist das Wachstum am stärksten, so daß sie sich uhrglasförmig wölbt; daher der Name Hochmoor, — nicht etwa, weil die Moore hochgelegen wären im Gegensatz zu den Wiesenmooren. Die dichte, wassergetränkte Decke verhindert den Luftzutritt und die völlige Zersetzung der unteren absterbenden Schichten; es entstehen im Laufe der Zeit ganze Lager von Heidetorf unter der wachsenden Decke. Nur wenige Gewächse, die dem Wachstum des Moores folgen können, finden

Abb. 33.
Andromeda polifolia im Sphagnum-Moor. (Aufnahme von M. Brandt.)

sich in den Sphagnum-Rasen, Eriophorum vaginatum (Wollgras), schwache Exemplare der vorgenannten Erikazeen und besonders auch die zierliche Drosera rotundifolia, der Sonnentau, der seine kleine Blattrosette flach ausbreitet; die rundlichen Blätter sind mit den bekannten insektenfangenden Tentakeln (gestielten

Abb. 34.
Sphagnum-Moor im Grunewald bei Berlin mit kleinen Kiefern; der Boden mit reicher Vegetation von Eriophorum gracile. (Aufnahme von M. Brandt.)

Drüsen) versehen, die glänzende Tröpfchen aussondern; die Pflanze wächst mit dem Moor in die Höhe und bildet jedes Jahr an der Oberfläche ihre Blattrosette; weiter noch unten zu sind noch die vorjährigen Rosetten zu erkennen. Nach dem flacheren Rande des Moores zu finden sich mehr Pflanzen ein, häufig auch krüppelige Formen

von Kiefern; geht das Moor durch Trockenheit zurück, so rücken die Kiefern vor, wächst das Moor wieder, so werden sie von den aufsteigenden Moosrasen ertötet. Am Pflanzenmangel ist dann auch die Nährstoffarmut des Bodens schuld. Während das Wiesenmoor durch Verlandung im nährstoffreichen Gewässer entsteht, ist das Wasser, durch dessen Zufuhr sich das Hochmoor aufbaut, an gelösten Nährstoffen sehr arm, denn es ist in der Hauptsache das Wasser, das die Sphagnum-Rasen durch die Niederschläge empfangen und aufspeichern. Somit kann ein Hochmoor sich überhaupt nur in einem Klima mit reichlichen Niederschlägen erhalten. Bei weniger feuchtem Klima bilden sich die Hochmoore nicht so typisch aus; so sind z. B. in der Mark Brandenburg kleine Sphagnum-Moore mit Kiefernbestand häufig, in denen sich auch andere Moose reichlicher einfinden, wie Polytrichum-Arten in dicken Rasen (Abb. 35), daneben Eriophorum in größerer Menge, Salix repens, Potentilla tormentilla und Erikazeen.

Abb. 35.
Eriophorum vaginatum am Fuß einer Kiefer im Sphagnum-Moor; rechts ein dicker Rasen von Polytrichum. (Aufnahme von M. Brandt.)

Außer im Anschluß an Erlenwald und gemischten Kiefern- und Birkenwald auf Torfboden können sich auch Sphagnum-Moore auf älteren Wiesenmooren ausbilden, wenn die Bodenfeuchtigkeit und der Reichtum an Nährstoffen nachgelassen hat und nun Sphagnen auftreten können, die sich allmählich ausbreiten. Die Bedingung für ihre kräftige Entwicklung ist ein weiches, besonders kalkarmes Wasser. Oder sie entstehen durch Versumpfung von Waldboden; auf Rohhumus im Walde, der nährstoffarm ist, können sich Torfmoose ansiedeln, die bei stärkerem Wachstum allmählich die Stämme zum Absterben bringen. Das beginnende Moor sammelt auf

die erwähnte Art Feuchtigkeit an, der Boden versumpft in immer weiterer Ausdehnung; im emporwachsenden Moore versinken die abgestorbenen Stämme des ursprünglichen Waldes.

Nach der Art der Entstehung ist ohne weiteres klar, daß der im Hochmoor oder im Flachmoor gebildete Torf durchaus verschieden sein muß. Der Torf des Wiesenmoores ist schwer und dicht, nährstoffreich (reich an Mineralstoffen); die Pflanzenteile sind in ihm stark zersetzt; er leitet das Wasser schlecht, so daß er oberflächlich trocken und etwas unter der Oberfläche schmierig sein kann. Der Heidemoortorf ist locker und leicht, arm an Nährstoffen und weniger zersetzt; wie die Sphagnen selbst leitet er noch das Wasser gut; den erwähnten Eigenschaften nach ist er für gärtnerische Kulturen von Bedeutung.

Da die Verlandung vom Ufer aus gegen das Wasser hin fortschreitet, so müssen an derselben Stelle die verschiedenen Vegetationsformation aufeinanderfolgen. Im oben erwähnten Falle also, wie er für niederdeutsche Moore als kennzeichnend betrachtet werden kann, der Gürtel der Sumpfgewächse, der Erlenwald und eventuell die Carexformation, Birken- und Föhrenwald und Hochmoor. Der Entwicklungsgang begann schon früh in der Postdiluvialzeit und hat in der Gegenwart mit der völligen Ausbildung des Hochmoores abgeschlossen. Wird nun ein Hochmoor in größerer Tiefe untersucht, so müssen unter seiner Torfschicht sich die anderen Torfarten finden, auch abgestorbene Stubben von Kiefern in Torf begraben, zu unterst die vom Phragmitesgürtel gebildete humusreiche Ablagerung.

Wir haben hier nur einige typische Fälle von Verlandung und Moorbildung erwähnt, wie sie besonders an den ausgedehnten Mooren von Nordwestdeutschland vor sich gegangen ist. Sie lassen natürlich die mannigfachsten Abweichungen zu, besonders bei kleinen Gewässern und Sumpfstreifen, bei stärker ansteigendem Uferrand und in bezug auf die Gewächse, die die Verlandung bewirken. Das wichtigste, gleichbleibende ist die starke Ablagerung humusreicher Stoffe durch die gehinderte Zersetzung und zwar entweder im nährstoffreichen oder im nährstoffarmen Wasser.

Niedermoore können in fruchtbare Wiesen, auf denen süße Gräser gesät werden können, und schließlich auch in Ackerland verwandelt werden, wenn dem Wasser Abzug verschafft wird, so daß die übermäßige Anhäufung von saurem Humus vermindert wird. Freilich müssen die dem Boden im Laufe der Zeit entzogenen Nährstoffe durch Düngung mit Kali und Phosphorsäure ersetzt werden, sonst erfolgt leicht die Ansiedlung der anspruchslosen Sphagnen und anderer Moose. Leichter ist die Entwässerung meist bei den Hochmooren auszuführen; diese verlangen natürlich bei der Umwandlung in brauchbares Kulturland eine reichliche Düngung. Besonders im Nordwesten Deutschlands sind mit den Moorkulturen schon schöne Erfolge erzielt worden.

Diesen künstlich geschaffenen Wiesen stehen die natürlichen Wiesen gegenüber, die in Norddeutschland besonders in mehr oder weniger großer Ausdehnung an Flüssen zu finden sind. Man hat freilich behauptet, daß alle Wiesen ein Kunstprodukt wären, da die Mahd das Emporkommen von Holzgewächsen verhindert, doch ist dies jedenfalls nicht richtig. Die Wiesen an den Flüssen sind im Winter überschwemmt und mit einer Eisschicht bedeckt. Nur Pflanzen, denen die Vernichtung der oberirdischen Teile nichts schadet und die wieder aus den unterirdischen Teilen austreiben, finden hier die geeigneten Vegetationsbedingungen. Sie bilden die Flora der natürlichen

Wiesen. Trockener und höher gelegen, nur vom Regen gespeist sind die lichter bewachsenen Weiden, die meist nicht gemäht, sondern nur abgeweidet werden; sie sind fast

Abb. 36.
Rand eines kleinen Sees in der Mark; schwimmend Nymphaea; Verlandung durch Carices usw.; am rasch ansteigenden Ufer Erlen, Birken und Kiefern. (Aufnahme von M. Brandt.)

immer Kunstprodukte und würden wohl ohne Zutun des Menschen im Laufe der Zeit dem Walde den Platz räumen.

Eine kurze Betrachtung verdienen noch die hygrophilen Formationen der Tropen und Subtropen.

Überall in wärmeren Ländern ist Wasser und Sumpfvegetation an Seen und Flüssen entwickelt; das üppigste Wachstum herrscht hier. In undurchdringlichen Dickichten umwuchern die Sümpfe die Seeränder, die Massenvegetation erfüllt langsam fließende Gewässer und läßt sie einem Wiesengrunde ähnlich erscheinen, selbst in großen Flüssen werden durch schwimmende Pflanzeninseln Barren geschaffen, die allen Verkehr zeitweis hindern. Am berühmtesten sind die Pflanzenbarren des oberen Nils südlich vom 10° nördl. Breite, die sogenannten „Sfedds". Unter diesem Worte wird von den Nilschiffern ein aus Wasserpflanzen und schwimmenden Inseln be-

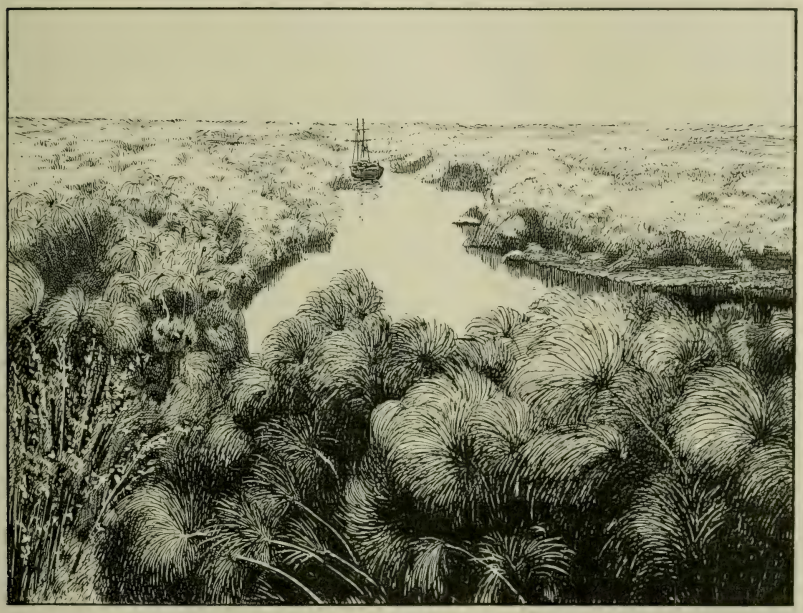


Abb. 37.
Papyrus-Landschaft. (Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

stehender Damm verstanden, der sich über ein fließendes Gewässer gelegt hat. Die flachen Gelände der Gegend werden von weiten Savannen eingenommen, am Weißen Nil aber und an seinen Zuflüssen haben sich, wo die Stromgeschwindigkeit eine geringe ist, gewaltige Sümpfe gebildet, hauptsächlich eine Massenvegetation einiger Arten. Die wichtigste ist der Om Sfuf, Vossia cuspidata, ein Gras aus dem Tribus der Andropogoneen; die Halme sind im unteren Teil untergetaucht und flutend, an den Knoten bewurzelt; sie erheben sich zu Meterhöhe aufrecht über das das Wasser empor und bilden so, mit dem Wasser sich hebend und senkend, treibend und flutend, einen dichten weiten Halmenwald. Dann der Papyrus, Cyperus papyrus, der berühmte Papierlieferant des Altertums, dessen bis 5 m hohe Halme eine wir-

kungsvolle vielstrahlige Gipfeldolde tragen. „Der Papyrus, der Vater der Unsterblichkeit des menschlichen Gedankens, wie ihn Schweinfurth nennt, ist auch der Vater der Hindernisse, welche man in diesem Teil des Bahr el Djebel (von Schambe abwärts) trifft. Er treibt mit stolzer Kraft empor im Schlamm der Sümpfe, hier als einzelne Pflanze, dort in prächtigen Büscheln, weiterhin eine ungeheure Fläche bedeckend, worauf er sich, je nach der größeren oder geringeren Ausdehnung, fortpflanzen kann. Er herrscht vor allem auf den Ufern, wo er auf jeder Seite des Flusses eine großartige Einfassung bildet, die, häufig eine Breite von mehreren Kilometern erreichend, beim geringsten Windhauche anmutig hin und her wogt und das Auge durch seine frische und schöne grüne Farbe ebenso entzückt wie durch die natürliche Grazie jeder Pflanze," (Henry, nach Deuerling). Dann ist bestandbildend die Ambadschpflanze, Aeschynomene elaphroxylon, eine Leguminose. Der prächtig blühende, bis 7 m hohe Strauch, der mit weichen Stacheln bedeckt ist, hat ein außerordentlich schnelles Wachstum, das noch dasjenige des steigenden Wassers übertrifft. Bemerkenswert ist die beispiellose Leichtigkeit des Holzes, „wenn anders der schwammige Körper des Stammes den Namen verdient". Ein Mann vermag ein daraus verfertigtes Floß auf seine Schultern zu heben, das acht Menschen über Wasser halten kann. Der Ambadsch bildet im Wasser oder im Sumpfe stellenweise große, waldartige Horste.

Zwischen diesen drei Hauptvertretern der Wasser- und Sumpfflora wachsend, sorgen noch andere Pflanzen dafür, daß die Vegetation zu einer dichten schwimmenden Decke zusammengeschweißt wird. Von ihnen seien erwähnt die schönen Nymphäen des Nilgebiets, die Lotuspflanze und Verwandte, dann Pistia stratiotes, eine in den Tropen verbreitete Wasserflanze der Arazeenfamilie, mit einer Rosette breiter Blätter schwimmend, durch Ausläufer massenhaft vermehrt.

Neben den Hauptarmen des Flusses sind zahlreiche Lagunen vorhanden, die nur zur Zeit des Hochwassers oder aber dauernd mit dem Flusse in Verbindung stehen und bei den Überschwemmungen stets neu gespeist werden, da der Fluß die großen Wassermengen der Regenzeit bei seinem geringen Gefälle nicht fortführen kann. Diese Sackgassen des Nilstroms werden von den arabischen Schiffern Maije genannt. Sie begünstigen die ungeheure Entwicklung der Sumpfvegetation und geben den schwimmenden Pflanzeninseln den Ursprung, die vom Winde als Stücke von der Pflanzendecke losgerissen und fortgetrieben, schließlich in das Stromrinnsal gelangen und mit der Strömung abwärts wandern. Bei Verengung des Flußlaufes oder bei starken Krümmungen können sie sich aufstauen und Barren bilden, die den Flußlauf vollständig überziehen und die Schiffahrt unmöglich machen. Ganz ähnliche Erscheinungen sind auch vom Oberlauf des Nigers bekannt.

In den wärmeren Gegenden Amerikas sind in den Gebieten großer Ströme die Vegetationsverhältnisse in ihrer Bedingtheit denen von Afrika nicht unähnlich. In Florida haben die Flüsse nur ein äußerst geringes Gefälle; sie breiten sich vielfach seenartig aus oder durchfließen langsam größere Seen. Eine dichte Sumpf- und Wasservegetation begleitet die ruhigen Flußläufe; besonders entwickelt sich eine Massenvegetation von Eichhornia crassipes, der Wasserhyazinthe, einer Pontederiazee mit bläulichen Blütentrauben, die entweder vollständig schwimmt oder im Schlamm bei niedrigem Wasser wurzelt. Die frischgrünen Blätter sind rosettenartig

TROPISCHE NYMPHAEACEEN MIT VICTORIA REGIA, UND PAPYRUSSTAUDEN IM HEIZBAREN TEICHE.
IM STADTGARTEN ZU KARLSRUHE NACH DER NATUR GEMALT VON R. OEFFINGER.

gedrängt; bei den schwimmenden Exemplaren sind ihre Blattstiele stark blasig aufgetrieben und fungieren als Schwimmapparate. Durch das Hochwasser der Regenzeit im Sommer oder durch Wind können Massen der Wasserhyazinthe losgerissen werden und als Inseln weitergeführt werden, die, sich an engen Stellen festsetzend, den Flußlauf völlig verstopfen können. Denn vom Ufer aus dringt die gleiche Vegetation in den Fluß vor, hält die Inseln auf und vereinigt sich mit ihnen.

In den Sumpfgebieten, die den Unterlauf des Mississippi umrahmen („Swamps"), bedeckt die Sumpfzypresse, Taxodium distichum, weite periodisch überschwemmte Flächen; der Baum erreicht eine Höhe von 30 m, seine zierlich benadelten Kurztriebe fallen regelmäßig mit den Nadeln zusammen ab. Von besonderem Interesse sind die Atemwurzeln der Art; aus den der Oberfläche parallel streichenden Wurzeln erheben sich kegelförmige, bis meterhohe, an Gestalt Zuckerhüten ähnliche Auswüchse, die für die Luftzufuhr zu den im Schlamm steckenden unterirdischen Teilen sorgen. Gewöhnlich sind die Bäume dicht mit den epiphytischen Büscheln der fadenförmigen Bromeliazee Tillandsia usneoides (Luisiana-Moos) bedeckt, die von allen Zweigen herabhängen. In der Tertiärperiode war dieses nun auf dem atlantischen Nordamerika in wildem Zustande beschränkte Taxodium in der Arktis, in Europa und Nordamerika weit verbreitet.

In Südamerika in der Nähe der gewaltigen Stromläufe des Amazonas und seiner Zuflüsse, sowie des Rio Paraguay und La Plata, ist gleichfalls eine tropisch üppige Wasser- und Sumpfflora anzutreffen. Am bekanntesten ist als Ausdruck kraftvollster Entwicklungsmöglichkeit tropischer Wasserpflanzen die berühmte Victoria regia, deren kreisförmige, am Rande aufgeschlagene Blätter bis 2 m Durchmesser zeigen. Ihre prachtvollen Blüten bilden den schönsten Schmuck der Warmhäuser, in denen die Pflanze häufig gezogen wird (s. die Tafel). Am Amazonas und seinen Nebenflüssen bedeckt die Victoria oft weite Strecken ruhigen und flachen Wassers. Eine verwandte Art, V. Cruziana, kommt in Buchten und Lagunen im Stromgebiet des oberen Paraguay vor.

D. Der tropische und subtropische Regenwald.

Der tropische Regenwald bedeutet die kraftvollste Entwicklung der Vegetation, die heutigentags auf der Erde möglich ist; an ihn denken wir, wenn wir allgemein vom Urwald warmer Länder sprechen. Man verbindet mit seinem Begriff die Vorstellung von dichtstehenden gewaltigen Stämmen, die durch klimmende Lianen bis zur Unwegsamkeit verstrickt sind, und von einer üppigen Fülle saftreichen Unterwuchses. Freilich Urwald in dem Sinne, daß er unberührt von Menschenhand nach eigenen Gesetzen sein Wachstum regelt, ist der Tropenwald heute meist nicht mehr; auch hier ist der Mensch verändernd eingedrungen und hat weite Strecken den Bedürfnissen der Kultur dienstbar gemacht oder vernichtet.

Nur unter den für das Pflanzenleben günstigsten Bedingungen ist Entstehung und Erhaltung des Regenwaldes möglich. Die Regenmenge beträgt über 200 cm im Jahr

und muß gleichmäßig verteilt sein; der Wechsel einer regenreichen und einer trockenen Periode läßt, wie wir sahen, ganz andere Formationen in den Tropen hervorgehen. Zur dauernden Feuchtigkeit kommt dauernde Wärme, wie sie nur der Äquatorialgürtel bieten kann, und eine Fülle von Licht, die die hochstehende Sonne verschwenderisch über die Landschaft ausgießt. Der Boden ist feucht und ein reicher Humusboden. So ist der tropische Urwald nur in äquatorialen Ländern rings um die Erde entwickelt, am großartigsten in Hinterindien und Malesien bis zur polynesischen Inselwelt und zur Ostküste Australiens, in Amerika an der Küste Brasiliens, im Gebiet des Amazonas und seiner Zuflüsse, in Westindien und an der Ostküste Zentral-Amerikas, in Afrika an den Gebirgshängen des Ostens und besonders in gewaltiger Ausdehnung im äquatorialen Westen.

Von allen Formationen auf der Erde hat stets der Tropenwald mit seiner unerschöpflichen Fülle und Gestaltungskraft den tiefsten Eindruck auf den wissenschaftlichen Reisenden aus Europa hervorgebracht, besonders in früheren Zeiten, als noch nicht durch Wort und Bild die exotische Pflanzenwelt der allgemeinen Kenntnis wie heutzutage nähergebracht war. So klingt Staunen und Bewunderung aus Martius' Schilderung, als er zum ersten Male in den tropischen Bergwald bei Rio de Janeiro eindrang (1817).

Vor der Betrachtung der Zusammensetzung des Regenwaldes in einzelnen Gebieten der Erde seien einige allgemeine Züge erwähnt, die dem Tropenwald aller Länder gemeinsam sind und ihn vom Wald der gemäßigten Zonen unterscheiden. Niemals ist eine Baumart auf weite Strecken herrschend, wie etwa im Buchenwald oder Fichtenwald, sondern stets sind eine große Anzahl von Arten gemischt, deren Laub in allen Tönen von Grün spielt. Das Blätterdach ist dicht geschlossen, die hochemporstrebenden Stämme können im dichten Wuchs nur eine schmale Krone ausbilden. In bezug auf die Belaubung ist keine Periodizität vorhanden, im ganzen Jahre ist der Wald grün, der Laubwechsel erfolgt meist langsam und bei den Arten in verschiedener Zeit. Die Blätter der hohen Urwaldbäume sind meist glatt, um eine dauernde Benetzung zu verhindern; zugleich sind sie häufig in eine lange Spitze (Träufelspitze) ausgezogen, von der das Wasser leicht abrinnt. Mit den Regenschauern wechselt aber eine Sonnenbestrahlung von außerordentlicher Kraft, die einen Schutz gegen rasches Welken nötig macht; so sind mannigfache Anpassungen an Trockenheit ausgebildet, wie Wassergewebe unter der Epidermis, die in solchen Stunden langsam entleert werden, und Verdickung der Epidermiswand und der Kutikula. Unter den hohen Bäumen bilden niedrigere Holzgewächse ein zweites Stockwerk; der Bodenwuchs ist oft spärlich oder besteht aus saftstrotzenden Schattenpflanzen. Hier im feuchten Waldgrunde sind die Pflanzen niemals stärkerer Verdunstung ausgesetzt, die Wasserbewegung ist im Gegenteil erschwert, so daß besondere wasserausscheidende Organe, sogenannte Hydathoden an den Blättern entwickelt werden. Das Licht dringt nur spärlich ein und wird von großen und dünnen Blattflächen möglichst ausgenützt. Zwischen den Stämmen klimmen Lianen der verschiedensten Form und Größe, mit Ranken kletternd oder windend, um empor zum Licht zu dringen. Äste und Zweige der Baumkrone sind mit Epiphyten besetzt, besonders mit Araceen, Orchideen oder Farnen, deren Lichtbedürfnis ihnen im Halbdunkel der Bodennähe keine Daseinsmöglichkeit gewährt. Auch die Blätter der Bäume sind mit kleinen

Calamus im Tropenwald von Queensland

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Epiphyten aus der Klasse der Flechten und Algen bedeckt, häufig so dicht, daß die Assimilationstätigkeit gehindert wird und nur ein völliges Abstoßen der Blätter und ihre Neubildung helfen kann. So sind in dieser Formation auf einen bestimmten Raum die größte Zahl von Arten und Individuen zusammengedrängt.

In reicher Fülle ist der Tropenwald entwickelt an der Südostküste Brasiliens, wo die Serra do Mar, an ihren Hängen von dem vom Meere wehenden Passat getroffen, das ganze Jahr genügende Feuchtigkeit empfängt bei dauernd hoher Temperatur. In Sao Paulo z. B. wurden in einer Höhe von 800 m 3675 mm Niederschlagshöhe im Jahre gemessen (1900), wobei auf den regenärmsten Monat (September) immer noch 107 mm entfielen. Die Üppigkeit der ganzen Vegetation bei so günstigen Bedingungen zeitigt aber auch einen harten Kampf ums Dasein, einen starken Wettstreit der Individuen um Raum zu gedeihlicher Entwicklung. Besonders entbrennt der Kampf um das Licht, den wichtigsten Lebensfaktor, und dieses Streben zum Licht, das die hohen Bäume dem Unterwuchs rauben, hat den dem Urwald eigentümlichen Formen der Epiphyten und Lianen den Ursprung gegeben. Gerade die Epiphyten sind im brasilianischen Urwald in unerhörter Formenmannigfaltigkeit und Menge entwickelt; sie siedeln sich in der Krone der Bäume an, um zum Licht zu gelangen. Nur den Standort suchen sie dort, indem sie sich mit ihren Wurzeln auf den Zweigen befestigen; im übrigen aber sorgen sie für sich selbst im Gegensatz zu den Parasiten, wie den Loranthazeen (Mistel ꝛc.), die Saugwurzeln in die Bäume hineinschicken und ihnen Nahrungssaft entziehen. So gewinnen die Epiphyten zwar den Vorteil des Lichtgenusses, haben aber zugleich unter schweren Nachteilen zu leiden. Denn ihr Standort auf dem Ast des Baumes, den sie gegen den reichen Boden eingetauscht haben, ist arm an Nährstoffen und trocken, da er den Regen immer wieder abrinnen läßt. So sind die interessanten Anpassungen der Epiphyten zu verstehen, von denen einige Formen aus dem brasilianischen Bergwald kurz beschrieben werden sollen.

Besonders häufig sind, wie überall in den Tropen, epiphytische Orchideen, die in den Kronen der Bäume die bunte Farbenpracht ihrer Blüten entfalten. Alle die merkwürdig bizarren, gefleckten und gesprenkelten Orchideenblüten mit den oft seltsamen Farbenkombinationen, die bei uns im Gewächshaus so fremdartig anmuten, entstammen epiphytisch wachsenden Formen, während die Erdorchideen im allgemeinen bescheidener sind. Die Epiphyten klammern sich mit adventiven Luftwurzeln an den Zweigen fest, dann aber hängen auch Luftwurzeln frei von den Zweigen herab, die bestimmt sind, Regen und Tau aufzunehmen und die Pflanze mit Wasser zu versorgen. Sie sind von einem Mantel von Zellen (dem Velamen) umgeben, die reichlich Regenwasser aufnehmen und langsam an das innere Gewebe abgeben; trocken führen sie dann nur Luft, und das Velamen erscheint weißlich. Ferner sind auffällig die knollenförmigen Verdickungen des Stammes (Scheinzwiebeln, Pseudobulbi), die als Wasserspeicher dienen. Außer dem Wasser erhalten die epiphytischen Orchideen nur die wenige Nahrung von Erde, Staub und Zersetzungsprodukten, die sich in den Ritzen der Baumrinde ansammelt. Eine ausgiebigere Ernährung gewinnen die Epiphyten, die ihre Luftwurzeln bis auf die Erde herabwachsen lassen, wo sie in den Boden eindringen und Nahrung aufnehmen. Hierher gehören besonders die Arazeen, kräftige Pflanzen mit großen Blättern, wie Philodendron und andere. Die Pflanze sitzt hoch im Baum

mit Kletterwurzeln befestigt, ihre Luftwurzeln sind wie Stricke von oben her zum Boden ausgespannt und tragen häufig nicht wenig zur Unwegsamkeit des Dickichts bei. Eine dritte Familie, die eine besonders große Anzahl von häufig vorkommenden Epiphyten in Brasilien stellt, sind die Bromeliazeen, die in ihrer Verbreitung auf Amerika beschränkt sind (Nidularium, Aechmea, Vriesea). Ihre auf den Baumästen wurzelnden Formen entwickeln Rosetten von dickfleischigen Blättern, die so dicht zusammenschließen, daß sie trichterförmige Höhlungen bilden, in denen sich Wasser, Staub und Humus ansammelt. Die Bromeliazeen zeigen nun die weitere Anpassung, daß sie Wasser nicht nur mit den Wurzeln, sondern auch mit Haaren am unteren Teil der Blätter aus dem Trichter aufnehmen können.

Arten der Gattung Ficus (Feigenbäume) leben zuerst als Epiphyten und werden später selbständig. Sie keimen auf der Rinde von Bäumen, die sie mit ihren Wurzeln umschlingen; dann werden rings Wurzeln zur Erde herabgesandt, die sich festigen und stammartig werden. Diese bilden dann, wenn der tragende Baum durch die Umschlingung der Würgerfeige abgestorben ist, ein festes Gerüst, das die Krone tragen kann. Auch die gewaltigen Feigenbäume der Tropen der Alten Welt nehmen häufig als Epiphyten ihren Ursprung.

Endlich sind unter den Epiphyten auch Farne häufig vertreten. Diese zeigen oft keine besonderen Anpassungen an ihre Lebensweise, in anderen Fällen aber ist durch besondere Organe für Ansammlung von Humus und Feuchtigkeit gesorgt, am auffallendsten bei Arten von Platycerium. Diese haben sterile „Mantelblätter", die breit und konkav sind und sich mit ihrem unteren Teil und den Rändern der Rinde der Bäume anschmiegen, so daß sie Höhlungen ausbilden, in denen sich Humus anhäuft, dann aber fertile, mit Sporangien bedeckte Blätter, die geweihartig geteilt herabhängen und oft eine mächtige Größe erreichen.

Daß die Epiphyten eine durch das Streben zum Licht bedingte Anpassungsform tropischer Wälder sind, zeigt sich darin, daß an lichten Stellen manche Arten auch Erdbewohner sind; allerhand Übergänge von solchen zu Epiphyten sind erkennbar.

Der gleiche Faktor ist auch maßgebend für das Auftreten der Lianen, die im Gegensatz zu den Epiphyten im Boden wurzeln. Zu schwach, um selbständig mit ihren Stämmen ihr Blättergerüst aus dem Dunkel des Waldgrundes zum Licht emporzutragen, lehnen sie sich an die starken Stämme der Bäume an, klimmen an ihnen empor und breiten sich an den Kronen aus. Hier können sie dann den Stützbaum mit einer solchen Fülle von Blättern und Blüten überschütten, daß es aus der Ferne zweifelhaft erscheint, was zum Baume oder zur Liane gehört. Die Mittel zum Emporklimmen sind verschiedener Natur. Am häufigsten sind die Rankenpflanzen, bei denen bestimmte Organe, besonders Blätter oder Blattteile in fadenförmige Organe umgewandelt sind, die bei Berührung dünne Stützen, wie Zweige der Tragbäume umschlingen und umwickeln. Hierher gehören in Brasilien besonders die Bignoniazeen mit ihren farbenprächtigen Trichterblüten. Die Ranken stellen die umgewandelten Endteile der Fiederblätter dar und sind entweder fadenförmig oder kurz krallenförmig; endlich können auch die Spitzen der Ranken in Haftscheiben umgewandelt sein, die an der Stütze festkleben. Die Bignoniazeen sind häufig im Alter kräftige Holzgewächse. Besonders auffallend sind die holzigen Stämme der kletternden Bauhinien

(Leguminosen), die breit abgeplattet und wellenförmig gebogen sind; sie führen den den Namen Affentreppen, Escada dos macacos. Bei den Bauhinia-Arten sind junge Zweige in Ranken umgewandelt. Neben solchen Rankenpflanzen finden sich häufig Lianen mit windenden Stämmen, die stark verholzt in die Kronen der Bäume hinaufgehen, wie Combretum, Sapindazeen und Leguminosen. Unter den hohen Bäumen des Urwaldes sind am stärksten vertreten Leguminosen, besonders die Mimosen mit feingefiederten Blättern, dann Rubiazeen mit dunklem Laub, eine Familie, die in den Tropen in reichster Formenfülle ausgebildet, in den gemäßigten Zonen nur mit einigen

Abb. 38.
Charakterbäume am Ufer des Rio Aramá, Amazonas, bei Abholzung eines Waldstückes stehen geblieben: unter den Palmen ist besonders bemerkenswert Mauritia flexuosa, die Mirity, ganz rechts; links von der Mirity ein Exemplar von Hevea brasiliensis. (Aufnahme von J. Huber.)

krautigen Formen wie Galium entwickelt ist, endlich Meliazeen, Morazeen und andere. Dieselben Familien herrschen auch im Tropenwald der Alten Welt; dabei weist natürlich jede Gegend ihre eigenen Gattungen und Arten auf. Dann sind im südbrasilianischen Wald hochstämmige Palmen zerstreut und die eigenartigen Cekropien-Bäume mit wenig verästeltem schlankem Stamm und langgestielten schildförmigen, tief eingeschnittenen, unterseits meist weißfilzigen Blättern. Die Cekropien haben eine gewisse Berühmtheit erlangt durch ihre Beziehungen zu den Ameisen; sie sind der ausgeprägteste Typus der sogenannten „myrmekophilen" oder ameisenliebenden Gewächse.

Vom Bergwald Südbrasiliens durch die weiten Campos-Ebenen des Innern getrennt, dehnt sich im Norden unter dem Äquator in gewaltiger Ausdehnung der

Wald des Tieflandes am größten Strom der Erde, am Amazonas. Es ist das Hyläa („Waldland", von ὕλη [hyle] = Wald) genannte Gebiet, zu dem man außer dem brasilianischen Amazonas-Staat auch Guayana rechnet. Der mächtige Strom hat nur ein ganz geringes Gefälle, bei Manaos ist sein Wasserspiegel nur 20 m höher als an der Mündung und bei Iquitos, 3500 km von der Mündung entfernt, nur 111 m. So kommt es, daß die großen Wassermassen, die zur Regenzeit herangeführt werden, nicht abfließen können und meilenweit die Ufer unter Wasser setzen. Wenn es auch bei einer jährlichen Regenmenge von 200—300 cm zu keiner Jahreszeit an Feuchtigkeit fehlt, so ist doch eine Regenperiode und eine trockene Periode zu unterscheiden. Vom April an lassen die Regen nach, und Juli—August sind die niederschlagärmsten Monate; so hat der Fluß im August und September seinen niedrigsten Wasserstand, um dann langsam wieder zu steigen. Auch in der Regenzeit herrscht selten dauernder Regen, meist wechseln starke Güsse mit strahlendem Sonnenschein. Die Unterschiede im Wasserstand nach den Jahreszeiten sind außerordentlich hohe, durchschnittlich 10—15 m, bei Manaos 20 m. Bei Hochstand des Wassers ist dann der Uferwald mehrere Monate überschwemmt.

In der Hyläa hat der Urwald im weitesten Maße sein ursprüngliches Gepräge bewahrt. Dies kommt daher, daß Landwirtschaft und Viehzucht im Lande keine Rolle spielen und die Lebensmittel meist eingeführt werden. Der Staat Amazonas lebt von Kautschuk, der nirgends auf der Erde in gleicher Güte und Menge gewonnen wird. Er wird bereitet aus dem Milchsaft eines Euphorbiazeen-Baumes, Hevea brasiliensis, der im Überschwemmungswald unter anderen Baumarten zerstreut lebt (Abb. 38). Der Milchsaft wird durch Anschlagen des Baumes und Auffangen des ausrinnenden Saftes gewonnen; er wird dann über einem Feuer von Palmenfrüchten geräuchert, worauf die elastische Masse des rohen Kautschuks fertig ist, der heute bei enormem Verbrauch eines der wichtigsten Produkte der Tropen ist und den Reichtum des Amazonen-Gebietes ausmacht. Neben der wichtigsten erwähnten Art fallen andere Kautschukbäume nur wenig ins Gewicht.

Der Amazonas verbreitet sich in seinem Unterlauf seenartig, Kanäle zweigen sich vom Flußbett ab, Lagunen begleiten den Lauf, zur Regenzeit mit ihm in Verbindung gesetzt. So ist einer Wasser- und Sumpfvegetation Gelegenheit zur üppigsten Entwicklung im tropisch heißen Klima gegeben. Oft tritt der Wald bis ans Ufer, mit zahlreichen Palmen untermischt. Der Überschwemmungswald wird als Igapó bezeichnet, in sein Inneres führt die Abb. 39, bei der besonders Javary-Palmen (Astrocaryum jauary) auffallen, deren jüngere Stämme (wie links) lange Stacheln tragen, die später abfallen (der Stamm in der Mitte).

Von der Vegetation am Oberlauf des Amazonas wie an seinen Nebenflüssen geben uns die Schilderungen von E. Ule ein gutes Bild. Am Ufer des Juruá z. B., eines großen rechten Nebenflusses, wechseln Sandbänke mit niedrigerer Vegetation, die bei Hochwasser verschwinden, mit steileren Stellen, an denen der Wald ans Ufer tritt. Der Überschwemmungswald, hier als Vargem oder Varzia bezeichnet, ist aus hohen, gemischt wachsenden Baumarten zusammengesetzt; neben der Hevea sind es besonders Bombakazeen, Lezythidazeen, Sapotazeen, Morazeen und andere. Palmen sind zahlreich eingemischt. Eine der gewaltigsten Formen ist Ceiba pentandra, der

Wollbaum, eine Bombakazee, deren große Kapselfrüchte zahlreiche mit Wollhaaren bedeckte Samen enthalten. Die Bäume stehen nicht allzu dicht; Unterwuchs und Lianen sind im Vargem schwächer entwickelt, so daß er im allgemeinen gut passierbar ist; je nach der Höhe über dem Flußspiegel ist er ein bis mehrere Monate überschwemmt. Dies vertragen nur bestimmte Baumformen, so daß die Zahl der Arten besonders an den tiefergelegenen Stellen ziemlich beschränkt ist. Langsam steigt das Gelände an zum Boden, der niemals von der Überschwemmung erreicht wird und als Terra firme bezeichnet wird. Der Wald der Terra firme wird von ganz anderen Formen gebildet; so geht z. B. Hevea brasiliensis niemals auf das feste überschwemmungsfreie Land über. Dessen Zeichen ist am Juruá nach Ule eine Cekropie, Cecropia sciadophylla, die man stets an Siedelungen auf der Terra firme trifft, und die als Embaiba (Imbauva) da Terra firme bezeichnet wird. Der Wald ist dichter; der Bodenwuchs von saftigen Monokotylen aus der Familie der Musazeen und Märantazeen, sowie von Sträuchern (besonders Melastomazeen) ist kräftig entwickelt. Zahlreiche Palmen und Lianen dringen zwischen den Bäumen empor.

Abb. 39.
Inneres eines Igapó-Waldes am Rio Capim, Amazonas. (Aufnahme von J. Huber.)

Noch sei erwähnt der Unterschied der Vegetation an den Flüssen mit weißem oder schwarzem Wasser. Das Auftreten dieser merkwürdigen Differenz in der Wasserfärbung bei den Flüssen des Gebietes ist noch nicht genügend aufgeklärt. Weißes Wasser führen der Amazonas und seine meisten großen rechten Zuflüsse, schwarzes Wasser der Rio Negro und die meisten Zuflüsse des Yapura. Die Pflanzenwelt am Rio Negro ist von ganz anderen Arten als an den Flüssen mit weißem Wasser zusammengesetzt; der Unterschied zwischen dem Überschwemmungswald und dem Walde der Terra firme macht sich weniger bemerkbar. Der dichtere Überschwemmungswald ist arm an Lianen und Epiphyten, im lichteren Walde an mehr trockenem Boden sind dagegen zahlreiche Epiphyten vorhanden; gerade der Rio Negro ist bekannt wegen seiner vielen schönen und gesuchten Orchideenarten.

Der Tropenwald der Alten Welt zeigt wegen der Ähnlichkeit der Lebensbedingungen eine dem amerikanischen habituell ähnliche Ausgestaltung, wenn auch die Formen, die ihn zusammensetzen, systematisch abweichen. Andere Epiphyten treten auf, in Malesien schön blühende Rhododendren z. B. oder große Lykopodien mit meterlangen Zweigen, die von den Baumästen herunterhängen. Die Gattung Ficus ist mit zahlreichen Arten vertreten, die gewaltige Baumformen sind; einen solchen Feigenbaum mit starker Entwicklung von Luftwurzeln zeigt unsere Tafel Ficus-Baum aus dem Tropenwald von Queensland. Unter den Palmen ist besonders die Gattung Calamus (Rotang) von Interesse, von der mehrere hundert Arten von Indien bis zur tropischen Nord- und Nordostküste Australiens verbreitet sind. Ihre dünnen außerordentlich zähen, schwanken Stämme klettern bis in die Kronen der Bäume empor und hängen bogenförmig herab. Davon gibt unsere Tafel Calamus eine Vorstellung. Wegen ihrer zähen Festigkeit sind die Stämme als Stuhlrohr oder spanisches Rohr von großer praktischer Bedeutung. Befestigt werden die Stämme durch lange, geißelförmige, mit hakenförmigen Stacheln besetzte Fortsätze der Spindel der großen Fiederblätter. Diese Geißelenden stehen in der Jugend aufrecht, dann legen sie sich bogig nach rückwärts und können mit Stützen in Berührung kommen, an denen sie sich mit den Stacheln verankern. Die Calamus-Arten sind typische „Spreizklimmer", die weder winden noch ranken, sondern ihre langen, dünnen Sprosse gleichsam auf Bäume und Sträucher werfen, an denen sie sich mit rückwärts gerichteten Dornen und Stacheln festhalten. Hierher gehören auch Bambuseen-Arten der Tropenwälder, bei denen kleine Seitenzweige sich verhärtend starke, mehr oder weniger nach abwärts gerichtete Dornen zum Festhaken ausbilden.

In manchen Gegenden der Erde geht der Tropenwald allmählich in den subtropischen immergrünen Wald und dann in den Wald laubwerfender Bäume über, so vom südlichsten Japan oder von den Südstaaten Nordamerikas aus nordwärts. Der stärkere Gegensatz im Klima in den verschiedenen Jahreszeiten, der immer deutlicher hervortritt, ist der Hauptgrund für diese Entwicklung. Darüber soll, was die beiden erwähnten Fälle betrifft, im nächsten Kapitel noch einiges berichtet werden.

Auch in Südbrasilien schließt sich nach Westen an den von uns oben geschilderten Tropenwald ein Wald subtropischen Charakters an, der die Ostränder des Plateaus einnimmt, dessen Abfall zum Meere noch vom Tropenwald bedeckt ist. In den Monaten Mai bis September herrschen niedrige Temperaturen, manchmal geht das Thermometer unter Null; der Gegensatz der Jahreszeiten ist auch in bezug auf die Regenmenge

Phot. E. Pritzel

Ein Ficus-Baum im Tropenwalde von Queensland

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

stärker ausgeprägt. Auch der subtropische Wald ist immergrün, aber Epiphyten und Lianen lassen an Kraft und Menge nach; dafür treten andere charakteristische Formen auf, wie zahlreiche Bambuseen und die Baumfarne.

In schöner Entwicklung ist der subtropische Wald auch auf Neu-Seeland ausgebildet, und zwar besonders im Westen, wo hohe Gebirge den vom Meer ziehenden Winden die Feuchtigkeit nehmen, so daß sie dem Osten keine reichen Niederschläge mehr bringen können. Im Westen steigt die Niederschlagshöhe bis über 300 cm im Jahr. Nur in der Südosthälfte herrscht einförmiger Nothofagus-Wald (vgl. S. 208), unserem Buchenwald gleichend mit seinem geringen Unterwuchs. Sonst ist der Wald reich gemischt, mit Lianen und Epiphyten geschmückt. Neben Koniferen, wie Podocarpus- und Dacrydium-Arten, treten die Laubhölzer in systematischer Mannigfaltigkeit, dabei aber in physiognomischer Gleichförmigkeit auf, meist mit lederigen ganzrandigen Blättern. Die Lianen treten gegenüber dem eigentlichen Tropenwald zurück, von Epiphyten sind zumal Farne und Orchideen vorhanden. Besonders charakteristisch sind die Baumfarne, die wie Reliquien aus vergangenen Erdperioden anmuten, als noch die Farnsippen und ihre Verwandten die Erde beherrschten; sie verlangen meist hohe Feuchtigkeit, wie Hemithelia Smithii, „deren weiche Wedel in graziösem Bogen über die Bäche dunkler Waldschluchten sich neigen." Andere Baumfarne, wie Dicksonia, haben starreres Laub und vertragen einige Trockenheit.

E. Laub- und Nadelwald der gemäßigten Zonen.

Die Wälder der gemäßigten Zonen, in denen eine warme und kalte Jahreszeit wechselt, unterscheiden sich in grundlegenden Zügen von den Urwäldern der Tropen. Häufig ist auf größere Strecken oft in meilenweiter Entfernung eine Baumart, ein Nadelholz oder Laubholz herrschend, die den Eindruck des Waldes durchaus bestimmt. So fehlt die verwirrende Mannigfaltigkeit des Tropenwaldes, in dem sich Baumriesen verschiedener Art wahllos drängen, von Lianen umstrickt und von Epiphyten bevölkert; sein Gesamteindruck ist schließlich bei aller bewunderungswürdiger Großartigkeit doch niederdrückend. Gerade Epiphyten und Lianen fehlen in den gemäßigten Zonen fast gänzlich. In ernster Schlichtheit dehnt sich der gleichmäßige Fichtenwald an den sanften Hängen unserer Mittelgebirge, fast düster in der geringen Lichtmenge, die die reichverzweigten Stämme auf den Boden gelangen lassen, den hohe Nadelstreu bedeckt. Meist nur schwach ist hier das Wachstum von Moosen oder von Preißelbeer- und Heidelbeergesträuch; reicher ist das Grün der Bodenvegetation am Lauf des Baches, der zwischen Steinblöcken den Berghang herabeilt, oder an lichteren Stellen, wo das Heidelbeerkraut zu einer dichten, hohen Decke zusammenschließt. Ganz besonders wirkt der Gegensatz, wenn wir aus dem Waldschatten auf eine abgeholzte Parzelle hinaustreten, auf der nur noch die dicken Stümpfe der Fichten von der früheren Pracht des Hochwaldes zeugen. Das reichste Pflanzenleben niedriger wachsender Arten hat sich in der plötzlich hereingeströmten Lichtfülle entwickelt. Die Heidelbeer-

büsche, die im dichten Walde nur spärlich tragen, strotzen im Herbst von blauschwarzen Früchten, das ganze Gelände zeigt einen feinen bräunlichen Ton, den ihm die Massenvegetation des zierlichen Grases Aira flexuosa verleiht, dazwischen leuchten die roten Trauben des hohen Fingerhutes und des Weidenröschens und die gelben Köpfchen des Kreuzkrautes. Der Nadelwald ist immergrün, die Nadeln halten eine Reihe von Jahren am Zweige aus; so verändert der Wald nur wenig im Laufe des Jahres sein Bild im Gegensatz zum wechselreichen Spiel des Laubwaldes. Nirgends wirkt der Wandel der Jahreszeiten eindrucksvoller auf die Stimmung einer Landschaft als im Laubwalde, besonders im Hochwalde der Buche. Gewaltig erheben sich hier die grauen säulenförmigen Stämme, jeder einzeln für sich wirkend in kraftvoller Individualität; die ausgebreiteten Kronen schließen zu einem Blätterdach zusammen, das nur ein mattes Licht auf den Boden gelangen läßt; nur hie und da malt die Sonne helle wechselnde Flecken auf den Boden, der mit falbem Laube bedeckt ist. Nur wenige Pflanzen vermögen im Schatten am Boden zu gedeihen, und so wirkt der sommerliche Buchenwald allein durch die Architektonik und die reiche Belaubung seiner Stämme. Nicht minder schön ist der Anblick im Herbst, wenn das Laub sich in gelben und bräunlichen Tönen verfärbt, bis die Stürme die Blätter zu Boden werfen, wo sie aufs neue die Laubdecke erhöhen, bis sie sich in Humus zersetzen. Noch ehe im Frühjahr das junge Laubwerk mit zartestem Grün den Wald wieder schmückt, entwickelt sich eine frischgrünende Vegetation lebhaft blühender Bodenpflanzen, die zur Blüte und Frucht eilen, so lange noch das Licht durch das kahle Gezweig hindurchdringen kann; unsere bekanntesten Frühlingspflanzen bilden dann die Zierde des Buchenwaldes, Hepatica triloba, das Leberblümchen mit tiefblauen Blütensternen, Anemone nemorosa, das Windröschen, mit weißen Blüten oft große Strecken bedeckend, Pulmonaria, das Lungenkraut, die gelbe Frühlingsprimel und der Lerchensporn Corydalis mit rötlichen Blüten, der Feigwurz Ranunculus ficaria, die zierliche gelbe Winterblume Eranthis hiemalis und andere.

Das Abwerfen des Laubes zur Zeit der Winterruhe, die am meisten charakteristische Erscheinung unserer Laubwälder, ist eine Anpassung an die klimatischen Verhältnisse im Gegensatz zu den immergrünen tropischen und subtropischen Wäldern. Deutlich sieht man in manchen Gegenden der Erde den laubwerfenden Wald sich herausbilden. „Wie sich die ökologischen Eigentümlichkeiten des Sommerwaldes ursprünglich entwickelt haben mögen, wird am anschaulichsten aus dem Verhalten, das er gegenwärtig in China und Japan bietet. Denn dort steht er noch am deutlichsten in Zusammenhang mit dem Regenwalde. Manche Bäume sind beiden gemeinsam, die Gattungen der Lianen kommen noch zahlreich vor, unter den Epiphyten gibt es wenigstens noch Farne. Der geregelte Blattfall setzt sich erst allmählich durch, man sieht ihn förmlich in der Entstehung begriffen. Bei Eichen, Birken, Magnolien, Rhododendren, Laurazeen, Ahorn gibt es nebeneinander immergrüne und blattwerfende Species, ja es scheint fakultativ abfällige Arten zu geben. Es ist sowohl in Mittelchina wie im südlichen Teile Japans der Sommerwald in statu nascendi zu beobachten. Geht man nördlich weiter, so wird er immer typischer, d. h. eine durch Ausscheidung alles Empfindlicheren beträchtlich verarmte und gleichmäßig gemachte Formation“ (Diels).

1. Nadelwälder.

Wenn wir zunächst die Nadelwaldungen der gemäßigten Zonen betrachten, so kann in betreff der Kiefer auf die vorigen Kapitel verwiesen werden, in denen das Vorkommen von Pinus silvestris auf trockenem Heideboden und auf feuchtem Gelände der Hochmoorformation beschrieben wurde. Die Kiefer nimmt unter allen Bäumen mit dem ärmsten Boden, wie ihn die genannten Formationen aufweisen, vorlieb, auf nährstoffreicherem Boden ist sie anderen Baumarten unterlegen und wird von ihnen zurückgedrängt. So bildet sie zusammenhängende große Waldungen, die in Heide übergehen können, auf sandigem Boden, besonders im östlichen Norddeutschland. Ziemlich groß ist ihr Lichtbedürfnis; sie entwickelt eine lockere Krone, da den Nadeln, die nur wenige Jahre am Zweig aushalten, im Innern der Krone das Licht nicht genügt. Der Baum dringt mit einer starken Pfahlwurzel in die Erde; wo ihm dies, etwa durch eine undurchdringliche Schicht von Ortstein, unmöglich gemacht wird und die Wurzeln nur oberflächlich streichen können, beginnt er zu kränkeln.

Abb. 40.
Schwarzkiefern (Pinus laricio) auf der Insel St. Honorat bei Cannes. (Aufnahme von Goerke.)

Die Kiefer ist vom nördlichen Europa bis ins Mittelmeergebiet zur Sierra Nevada und zum ligurischen Apennin verbreitet, in Vorderasien bis nach Persien; zusammenhängende größere Wälder bildet sie aber mehr im Norden ihrer Verbreitung. Im Mittelmeergebiet überwiegen die anderen Arten der Gattung, Pinus pinea die allbekannte Pinie, P. laricio, die Schwarzkiefer (Abb. 40), Pinus maritima, die Igelföhre oder Strandkiefer und P. halepensis, die Alleppokiefer. Einen Bestand der Pinus maritima zeigt unsere Tafel von Korsika, wo der Baum schon in der Strandzone auftritt, dann aber in einer Höhe von 800 m ü. M. Bestände bildet, in denen die Exemplare 20—30 m Höhe erreichen. Das Unterholz, aus Macchiensträuchern gebildet, ist im lichten Walde reich entwickelt.

Anspruchsvoller als die Kiefer ist die Fichte oder Rottanne, Picea excelsa, der wichtigste deutsche Nadelbaum. Sie verlangt nährstoffreicheren Boden und größere Luftfeuchtigkeit und so findet sie ihre schönste Entwicklung in dichten Beständen in den an Nebel und Tau reichen Mittelgebirgen, im Thüringerwald, im Erzgebirge, im Riesengebirge usw. Die Benadelung ist dicht und die älteren Äste bleiben weit herunter am Stamm bestehen, ganz im Gegensatz zur Kiefer, die nur hoch am Stamm eine lichte Krone entwickelt. So wird der Fichtenwald schattenreich und auf der hohen Nadelstreu lebt nur eine spärliche Vegetation, wie schon oben bemerkt wurde. Die Wurzeln

der Fichte streichen flach über den Steinblöcken und in den mit Humus erfüllten Spalten und Ritzen; sie bilden mit Humus und Nadeln eine dichte Decke auf dem Gesteinsboden. Diese flache Bewurzelung ist der Grund dafür, daß der Fichtenwald stark unter Windbruch leidet; starke Stürme entwurzeln manchmal ganze Strecken weit die Bäume, die in ihrem Fall große Stücke der Bodendecke mit ihren Wurzeln herausheben. Die Verbreitung der Fichte erstreckt sich von Norwegen, wo sie bis zum 68° vorkommt, bis in die Gebirge des Mittelmeergebietes, im Osten durch Rußland bis fast an den Ural.

Abb. 41.
Alte Eibe im Bodetal, Harz.
(Aufnahme von Ing. Eisenach-Quedlinburg.)

In den deutschen Mittelgebirgen mischen sich in die Fichtenbestände schon Edeltannen ein, die hier aber noch keine reinen Wälder bilden. Die Edeltanne oder Weißtanne, Abies alba, hat eine helle, fast weißliche Rinde; der kräftige Stamm streckt die unteren Äste gerade von sich, während die oberen Äste sich in einem Winkel aufwärts richten; die Pfahlwurzel, die flach streichende Seitenwurzeln treibt, geht ziemlich tief in den Boden, so daß die Tanne auf festeren Füßen steht als die Fichte. Tannenwälder finden sich in Südeuropa z. B. an den Pyrenäen; in Deutschland bildet der herrliche Baum besonders Bestände im Schwarzwald, dann im Böhmerwald und im Bayrischen Wald; weiter nach Norden wird die Tanne seltener und tritt mehr vereinzelt auf; dem Harz fehlt sie ganz. Sie stellt größere Ansprüche an die Güte des Bodens und kommt darin der Buche nahe, mit der sie die gleichen Bodenarten teilen kann.

Das sind die drei wichtigsten Nadelhölzer für Deutschland; der Wacholder, Juniperus communis, der, wie wir sahen, für die Heide besonders kennzeichnend ist, bleibt niedrig und bildet keine größeren Bestände. Meist niedrig und häufig buschig, kommt in Waldungen eingestreut die Eibe, Taxus baccata, vor, die durch ihre dunkle Benadelung und durch den Schmuck der kräftig roten Früchte besonders auffällt. Zwar sind uralte Bäume von stattlichen Abmessungen bekannt, doch sind Bestände der Eibe gegen früher sehr selten geworden, da eine geregelte Forstkultur den langsam wachsenden Baum ausschließt. Taxus ist durch Mittel- und Westeuropa und durch die Gebirge des Mittelmeergebietes verbreitet.

Allbekannt ist als echtes Kind des Gebirgslandes die Arve oder Zirbelkiefer, Pinus cembra, die in den Alpen, besonders in der Zentralzone und in den Ostalpen vorkommt, mehr sporadisch und vereinzelt in den nördlichen Kalkalpen. Die besten

Bestände der Art finden sich im Engadin und in Wallis. Der Baum wird nicht gerade hoch, selten bis 20 m und darüber, aber er imponiert durch seine scharf ausgeprägte Individualität; jeder einzelne Stamm und jede Krone ist im Kampf mit Wind und Wetter im Hochgebirge, auf den offenen Standorten an Felsen und Plateaus, zu besonderer charaktervoller Form herangewachsen. (Vgl. die Tafel von Zermatt.) Die Höhengrenzen, innerhalb deren die Arve vorkommt, sind z. B. im Wallis 1500 m und 2350 m. In den oberen Lagen ist in den Arvenwaldungen gewöhnlich die Lärche eingemischt. Im allgemeinen ist die Arve in historischer Zeit im Alpengebiet, wie schon früher erwähnt, bedeutend zurückgegangen, so daß ihre Areale stark an Zusammenhang verloren haben; andererseits sind Aufforstungen des sehr langsam wachsenden Baumes von Erfolg begleitet worden. Von den Alpen springt das Vorkommen der Arve auf die Karpathen über, wo sie aber durch unvorsichtige Abholzung sehr zurückgegangen ist. Beide Areale der Alpen und Karpathen sind aber an Umfang klein gegen das Verbreitungsgebiet der Arve im östlichen Rußland und Sibirien bis nach Sachalin und ins nördliche Japan; an der Nordgrenze, die in Sibirien der Baumgrenze überhaupt nahe rückt, erscheint die Arve in einer niederliegenden Zwergform als Legarve.

Wegen des langsamen Zuwachses der Zweige in einem Jahre ist die Arve dicht benadelt; die kräftigen steifen Nadelblätter stehen gewöhnlich zu fünf zusammen. Die stumpf eiförmigen Zapfen sind bis 8 cm lang und enthalten fast flügellose Samen; die sogenannten Zirbelnüsse sind über zentimeterlang und enthalten einen wohlschmeckenden Kern, weshalb ihnen von Mensch und Tier nachgegangen wird.

Wie schon erwähnt, kommt im Gebirge mit und neben der Arve auch die Lärche, Larix decidua, vor, ein echter Gebirgsbaum, der nur lichte Bestände bildet, in denen jeder Baum Freiheit des Wachstums und der Beleuchtung für sich beansprucht. Wild kommt die Lärche in den Alpen und Karpathen, dann im schlesischen Gebirge vor; sie steigt mit der Arve bis zur Baumgrenze empor, in Unterengadin z. B. bis 2320 m, am Ortler bis 2300 m. In der Ebene und sonst im Mittelgebirge ist die Lärche überall nur angepflanzt. Besonders charakteristisch ist die sommergrüne Benadelung der Lärche; sie läßt jährlich im Herbst ihre Nadeln fallen und treibt im Frühjahr wieder aus, dann in lichtes frisches Grün gehüllt. Die Nadeln stehen an den Langtrieben zerstreut und an den zahlreichen Kurztrieben dicht büschelig gedrängt.

Nach der Betrachtung der allbekannten Nadelhölzer Mitteleuropas in ihrem Wachstum und ihrer Verbreitung soll nur ganz kurz auf die Nadelholzwaldungen anderer Länder eingegangen werden. Im allgemeinen sind die Koniferen vorzugsweise auf der nördlichen Halbkugel in der außertropischen Zone verbreitet, wo ihre Grenze nach Norden in den Polarländern durchschnittlich auch die Baumgrenze überhaupt bildet; sie ragen nicht sowohl wegen der Zahl ihrer Arten, die von andern Familien bei weitem übertroffen wird, hervor, sondern wegen der Massenvegetation einzelner Arten, die vollständig beherrschend auftreten. In der südlichen Hemisphäre spielen die Koniferen keine bedeutende Rolle; zu erwähnen sind hier die Araukarien in Chile und Brasilien, wo Araucaria brasiliana im Süden lichte Wälder bildet, dann in der Südsee und in Malesien (Agathis, Araucaria), ferner die Taxazeen

mit mehreren Gattungen, besonders Podocarpus, welche Gattung in Habitus bedeutend vom allgemeinen Koniferentypus abweicht.

An das Verbreitungsgebiet der Fichte schließt sich nach Osten das der ganz nahe verwandten Picea obovata an, die von Rußland durch ganz Sibirien reicht, dann sind in Sibirien noch als wichtige Waldbäume Larix-Arten und neben der Arve die sibirische Edeltanne, Abies pichta, zu nennen. Sehr reich an Arten ist das mandschurisch-chinesische und japanische Gebiet; Pinus- und Picea-Arten sind vertreten neben Cryptomeria, Thujopsis und Sciadopitys, deren in Japan häufige Art S. verticillata durch die wirtelförmig gestellten Doppelnadeln ausgezeichnet ist. Im südlicheren subtropischen Japan gehen ebenso wie in China die Koniferen in die Gebirge hinauf, und der Einschlag an wärmeliebende Taxaceen wird reicher (Podocarpus, Cephalotaxus, Torreya). Die Koniferenflora der erwähnten Gebiete ist mit der des Himalajas nahe verwandt; hier sind auch in den wärmeren unteren Regionen Podocarpus-Arten vorhanden und einige Pinus; in höheren Regionen, in denen die Gebirgsflora auch in ihren anderen Bestandteilen mit der außertropischen Bergflora besonders Zentralasiens, verwandt ist, herrschen Abies und Picea (z. B. Abies Webbiana von 3000—4300 m), Cedrus deodara (um 3000 m), Juniperus (J. recurva über 3000 m) usw. Pinus-Arten, die, von Norden vordringend, sich an tropisches Klima angepaßt haben, finden sich auf den Philippinen (Pinus insularis) und auch in Malesien (P. Merkusii in Borneo und Sumatra).

Auf dem nordamerikanischen Festlande in seiner ganzen Breite herrschen die Koniferen im Seengebiet; Picea alba, die amerikanische Schimmelfichte, dringt am Mackenzie bis 68° 55′ vor, in Labrador bis 59°. Ihr schließen sich an die Sprucefichte, Picea nigra, und die amerikanische Lärche, Larix pendula. Im westlichen Kanada sind besonders bemerkenswert die Weymouthkiefer, Pinus strobus, und die Balsamtanne, Abies balsamea. Über den Charakter dieser Wälder im Gegensatz zu den südlichen Laubwäldern sagt Mayr: „Je weiter nach Norden man im amerikanisch-kanadischen Walde vordringt, um so ähnlicher werden Klima und Waldbilder denen von Mittel- und Nordeuropa; mit dem Eintritt in die Tannen- und Fichtenregion glaubt man sich in den Nadelwald von Schweden und Norwegen, der Alpen, der Pyrenäen, des Balkan versetzt; die Einförmigkeit in der Entwicklung, die dunkelgrüne Färbung der Baumkronen, die Bedeckung des Bodens mit Moos oder beerenfrüchtigen niedrigen Stauden, die ätherischen harzigen Düfte, das Rauschen des Windes in den Zweigen, die Vögel, die den Wald beleben, alles erinnert an den kühlen Nadelwald der heimatlichen Berge und des Nordens."

Außerordentlich zahlreich sind die Koniferenarten im pazifischen Amerika in den Gebirgswäldern längs der Küste und den höheren Regionen der Rocky Mountains entwickelt; kein Gebiet der Erde kann in dieser Beziehung mit den Weststaaten in Vergleich treten. Freilich ist in diesem Reichtum der Wälder an vielen Stellen durch planlose Abholzung bedenklich gewüstet worden. Es würde zu weit führen, hier in Einzelheiten einzugehen; vorwiegend sind es wiederum die Gattungen Picea, Abies und Pinus, die die größte Zahl der Arten stellen. In den Nordweststaaten herrscht im Küstengebiet besonders die Douglastanne, Tsuga Douglasii. Berühmt ist der gewaltige kalifornische Mammutbaum, Sequoia (Washingtonia) gigantea, der

über 100 m Höhe erreicht und nächst dem australischen Eucalyptus amygdalina (bis 155 m) die größte Form der heutigen Pflanzenwelt darstellt. Die Art kommt in kleinen Beständen ungefähr von 36° bis 39° an der Sierra Nevada vor. Die Reste der Bestände sind von der Regierung, die sie als Nationaleigentum erklärte, vor der Vernichtung bewahrt worden.

Im atlantischen Nordamerika treten die Koniferen den Laubhölzern gegenüber sehr zurück; besonders verbreitet ist die rote Zeder, Juniperus virginiana; sie liefert das Zedernholz des Handels. In die Gebirgsgegenden des mexikanischen Hochlandes dringen besonders Pinus-Arten vor, die über 2000 m Höhe große Bestände bilden können. Um 2000 m bildet auch Taxodium mexicanum, eine Verwandte der virginischen Sumpfzypresse, Waldbestände. Der Baum erreicht ein hohes Alter; berühmt ist die sogenannte Zypresse des Montezuma bei Oaxaca, ein mächtiger Baum, in dessen Schatten Cortez mit seiner gesamten Mannschaft gelagert haben soll. Ihr Alter wurde von Humboldt auf 4000 Jahre geschätzt.

2. Laubwälder.

Den schönsten Typus des heimischen Laubwaldes stellen die Buchenwaldungen dar; die Buche allein ist es im allgemeinen auch, die reine größere Bestände bildet. Fagus silvatica ist ein anspruchsvoller Baum, der einen tiefgründigen, frischen und nahrungsreichen Boden verlangt; die Art ist an einen höheren Kalkgehalt nicht gerade gebunden, bevorzugt aber kalkhaltige Böden, so daß sie in Norddeutschland besonders auf gutem Mergelboden vorkommt. Im Gebirge besiedelt sie kräftigen, nicht zu trockenen Boden nur in unteren Regionen.

Der Boden im Buchenwalde ist locker und bis in größere Tiefen krümelig; zur Auflockerung trägt auch die tiefe Durchwurzelung durch die Bäume bei; die oberste Schicht der frischgefallenen Blätter und Zweiglein hebt sich scharf von den zersetzten unteren Lagen ab; die humosen, feuchten Schichten ermöglichen eine reiche Entwicklung von Tieren, Würmern usw., die den Boden weiterhin durch ihre Tätigkeit locker erhalten. Der Waldboden ist von einem zarten Geflecht von weißlichen Fäden der Pilzhyphen durchwebt, die, aus der zersetzten organischen Substanz ihre Nahrung ziehend, im Herbst die fleischigen Fruchtkörper der Pilze über der Erde erzeugen. Hier haben wir schon eine Pflanzengruppe, der der Lichtmangel am Boden des geschlossenen Buchenwaldes nichts ausmacht; denn die Pilze assimilieren nicht selbständig, sondern verbrauchen vorgebildete organische Nahrung, die ihnen im Humus des Bodens zur Verfügung steht. Ihnen haben sich einige lichtscheue phanerogamische „Saprophyten" angeschlossen, die sich an die gleiche Nahrungsquelle wenden; sie haben gar keine grünen Assimilationsorgane mehr, der bleiche Stengel trägt nur kleine dickliche, farblose Schuppenblätter; am bekanntesten ist die Nestwurz, Neottia nidus avis, eine bräunlich gefärbte Orchidee mit nestartig verschlungenen Wurzeln am dicken Rhizom, ferner Corallorhiza innata, der Korallenwurz, ebenfalls eine Orchidee mit korallenartig verzweigtem Rhizom und der Fichtenspargel, Monotropa hypopitys, eine schuppentragende, blasse Pirolazee, die auch unter Nadelbäumen vorkommt. Sind diese Formen ganz auf die organischen Substanzen des Humus angewiesen, so können andere blaßgrün

beblätterte Waldpflanzen noch teilweise, wenn auch nicht ausreichend, selbst assimilieren, wie die zierlichen Pirola-(Wintergrün-)Arten.

Schon oben wurde erwähnt, daß wegen des Lichtmangels im sommergrünen Buchenwald eine reiche Frühlingsflora sich entwickelt hat; diese Frühlingspflanzen sterben meist nach der Fruchtzeit in ihren oberirdischen Teilen ab und lassen nur die kriechenden Rhizome, Knollen oder Zwiebeln bis zur nächsten Vegetationsperiode im Boden verharren. Eine Anzahl schattenliebender Arten grünen im Sommer weiter, spärlich den Boden bedeckend, wie der Frauenschuh, Cypripedium, Deutschlands schönste Orchidee, einige Gräser, die Maiblume, Convallaria majalis, der Sauerklee, Oxalis acetosella, und der Waldmeister, Asperula odorata. Die meisten dieser krautigen Gewächse haben im lockeren Boden kriechende Grundachsen und vermehren sich reichlich vegetativ.

Die Verbreitung der Buche ist weit ausgedehnt, ihr Bezirk reicht in Norwegen etwa bis 60° bei Ålesund, die Nordostgrenze verläuft etwa in einer von dort nach der Krim gezogenen Linie; dann findet sie sich im Kaukasus und in den Gebirgen Südeuropas. In den Alpen ist ihre obere Grenze bei 1540 m. Die Grenzlinien zeigen, daß die Buche in ihrem Vorkommen vom Einfluß des Seeklimas abhängig ist und ein stark kontinentales Klima mit kurzer Vegetationsperiode vermeidet; unter einen Zeitraum von fünf Monaten darf ihre Vegetationsperiode nicht sinken.

Nur drei Arten hat die Gattung Fagus außer unserer Buche in Japan und in Nordamerika; im äußersten Süden der Erde findet sie aber ihr Gegenstück in der nahe verwandten Gattung Nothofagus, die mit einem Dutzend Arten im antarktischen Südamerika, in Neuseeland und Südaustralien verbreitet ist. In den Buchenwäldern von Patagonien und Feuerland, die dicht schattig sind, herrscht bei dem Reichtum an Niederschlägen eine außerordentlich üppige Vegetation von Farnen und Moosen, die mit einer dichten Decke den Erdboden überziehen. Die eine Art, N. antarctica, ist sommergrün, die andere, N. betuloides, immergrün. Obgleich sie beide reichlich nebeneinander vorkommen, zieht doch die immergrüne Art die Westküste mit ihrem gleichmäßigen feuchten Klima vor, während die sommergrüne mehr die Höhen aufsucht, wo sie dem Wechsel des Klimas ausgesetzt ist, oder das trockenere östliche Feuerland, wo N. betuloides sich kaum behauptet. Das Ergrünen von N. antarctica bringt einen Abglanz des nordischen Frühlings in das unwirtliche Land.

Nächst der Buche ist der wichtigste Laubbaum Deutschlands die Eiche. Die Gattung Quercus tritt in zwei Arten auf, der Sommer- oder Stieleiche, Quercus pedunculata, und der Winter- oder Steineiche, Quercus sessiliflora, die, wie der Name schon sagt, durch die kurzen Fruchtstiele gegenüber der anderen Art ausgezeichnet ist. Die Stieleiche ist die häufigere, besonders in der Ebene, im Gebirge wird sie mehr durch die Steineiche ersetzt. Seit alten Zeiten ist der Eichenwald Deutschlands mit seinen herrlichen knorrigen, reich belaubten Stämmen berühmt; noch mehr als jetzt war im Altertum der Eiche Gelegenheit zur Ausbreitung gegeben, da sie feuchten, selbst sumpfigen Standort im Gegensatz zur Buche nicht scheut. Dann ist der Unterwuchs recht verschieden von dem der Eichenbestände auf trockenem Boden, in Norddeutschland besonders Mergelboden und lehmiger Sandboden. Der Eichenwald ist lichter als der Buchenwald und läßt daher eine reichere krautige Bodenvegetation auf-

Pinus maritima auf Korsika

Phot. E. Pritzel

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

kommen; wir finden hier den Adlerfarn, Pteridium aquilinum und den schönen Königsfarn, Osmunda regalis, rasenförmig wachsende Gräser (Calamagrostis usw.), Geranium-, Lathyrus-Arten u. a. Da die Stieleiche großen Verschiedenheiten des Klimas gewachsen ist, ist ihre Verbreitung eine weite; sie geht über fast ganz Europa und Westasien, im Norden reicht sie in Norwegen bis über 63°; im Gebirge steigt sie nicht hoch, in den Ostalpen z. B. bis gegen 1000 m. Besonders ausgedehnte Eichenwälder sind in Ungarn und den Donauländern ausgebildet.

Abb. 42.
Gruppe von Birken. (Aus Lange, Gartengestaltung.)

Unter unseren heimischen Laubbäumen zeichnet sich die Eiche dadurch aus, daß sie ihr trockenes, im Herbste schmutzig braungelb verfärbtes Laub lange noch an den Zweigen hält, häufig bis zum Frühjahr, wo es erst dem jungen austreibenden Grün weicht. Wir können hierin eine Vererbungserscheinung sehen; die meisten der zahlreichen über die Erde verbreiteten Eichenarten sind immergrün, und die wenigen in die Gegenden mit ausgesprochener Winterruhe vorgewanderten Arten haben diesen Charakter immer noch teilweise festgehalten. Im Mittelmeergebiet findet sich neben anderen Arten die immergrüne Eiche Quercus ilex, dann im Westen Quercus suber, die Korkeiche, deren dicke Korkschicht das begehrte Produkt liefert. Durch das tropische Asien geht die Gattung mit zahlreichen Arten nach Ostasien, zu merkwürdigen, häufig sehr großen und stark beschuppten Formen den Fruchtbecher variierend. Viele Arten finden sich auch in Guatemala und Mexiko, besonders über 2000 m, ihre reichste Entwicklung findet aber die Gattung im atlantischen Nordamerika.

Zwar ist die Eiche in Deutschland ein ausgesprochen geselliger Baum, doch schließt sie nicht so stark wie die Buche andere Wettbewerber aus, sondern tritt auch oft in Mischwäldern auf. Die anderen Laubhölzer, die neben Buche und Eiche in Deutschland ihre Heimat haben, finden sich meist nur in kleinen Beständen oder zu Mischwäldern vereinigt, besonders im Mittelgebirge. Am ehesten vereinigt noch bei uns die Birke ihre Stämme zu lichten Beständen; in Deutschland ist Betula verrucosa verbreiteter, die Linnésche Betula alba mehr im Norden. Übrigens trennte der Altmeister der systematischen Botanik die beiden Arten nicht. Die Birke ist wie die Kiefer ein Lichtbaum und nimmt wie sie mit armem sandigem Boden vorlieb. Je weiter man nach Norden und Osten geht, desto mehr wird sie herrschend und bildet in Rußland

große Wälder in reinen oder mit anderen Arten gemischten Beständen. Die Birken sind überhaupt nordische Bäume, Betula alba geht in Nordeuropa bis 71°; andere Arten wie Betula nana, die Zwergbirke, verlieren ihren baumartigen Habitus, soweit nach Norden dringend, wie es überhaupt Holzpflanzen vermögen, und liegen als niedrige Zwerggebüsche dem Boden an; in Mitteleuropa vermag sich die Zwergbirke nur auf Mooren in den Gebirgen und in der Ebene zu halten.

Die Mischwälder der Gebirge und der Ebenen weisen eine nicht geringe Zahl von Arten auf; es finden sich zusammen die Hainbuche, Carpinus betulus, Ahornarten, Rüstern, Linden, Espen, hie und da wilder Apfel und Birne, Mehlbeere und Elsbeere, Ebereschen u. a. In diesen Mischwäldern gerade ist mannigfacher reicher Unterwuchs und vorzugsweise auch eine prächtige Frühlingsflora vorhanden.

Eine großartige Entwicklung in Artenreichtum und Ausdehnung erreicht der laubwerfende Wald, mit Nadelwald in den Gebirgen und trockenen Geländen wechselnd, im atlantischen Nordamerika. Freilich sind es heute eigentlich nur noch die Reste des ursprünglichen Waldes. „Als die ersten Europäer auf dem neuen Weltteile landeten, lag vor ihnen eine unermeßliche Waldfläche. Ununterbrochener, unberührter Wald erstreckte sich damals von der Südspitze Floridas bis zur Küste Labradors durch 35 Breitengrade und von der Küste des Atlantischen Ozeans bis zur Prärie, das ist volle 20 Längengrade . . . was heute davon vorhanden ist, kann man nur schätzungsweise angeben; es mag immer noch ein Zehntel der ganzen Fläche unberührter Wald vorhanden sein“ (Mayr). Mit der Quantität hat auch die Qualität des Waldes eine bedenkliche Einbuße erlitten.

Im Süden greift der Tropenwald von Westindien her noch auf das Festland über; ihm schließt sich ein subtropischer Gürtel in den Südstaaten an, der am Atlantischen Ozean bis zum 30° reicht und teils Nadelwaldungen (Pinus palustris), teils Laubwaldungen mit immergrünen Bäumen (Persea, Quercus, Magnolia) enthält. Sumpfige Gelände sind von Taxodium distichum (vgl. S. 193) eingenommen.

Von Norden her dringt zu der Grenze des subtropischen Waldes der winterkahle Wald vor, sich mit den Ausläufern des immergrünen Waldes mischend. Die feuchten Winde, die vom Atlantischen Ozean und vom Golf von Mexiko her streichen, haben im Osten der Vereinigten Staaten den Laubwald in reicher Fülle entstehen lassen, der erst allmählich bei zunehmender Trockenheit im Westen durch die Prärie abgelöst wird, wobei ein Gürtel von Strauchwald den Übergang vermittelt. „Wo der Mensch und mit ihm Axt und Feuer noch gar nicht oder nur wenig hingekommen sind, entfaltet sich der buntgemischte Laubwald in aller Üppigkeit und Urwüchsigkeit. Im südlichen Teile des Laubwaldgebietes erreicht der mehrhundertjährige Urwald seine höchste Vollkommenheit; für die meisten und besten Holzarten liegt hier das Optimum. Die Hickory sind hier in voller Zahl, ihr säulenförmiger Schaft mit einem Durchmesser von über 1 m, ihre Höhe 30—40 m; die zahlreichen Eichen, die Walnüsse, die Kastanien, die Gleditschien, der Liriodendron, die Platanen erreichen in geschützten Tälern Dimensionen, die man wie jene der Mammutbäume der Sierra Nevada für Übertreibungen oder Unmöglichkeiten hält, bis man selbst unter ihnen steht. . . . Unter die guten Holzarten mischen sich zahlreiche Sträucher und Halbbäume der Gattungen Crataegus, Prunus, Rhus, Evonymus, Corylus, Hamamelis und viele andere; auch stets

grüne, wie Andromeda, Kalmia, Vaccinium, Rhododendron bedecken schützend den Boden; sie nehmen nach Norden hin an Zahl und Größe allmählich ab; Vitis rankt sich girlandenförmig an den Ästen und Sträuchern empor; an den Baumrinden festgeklammert, steigt der giftige Sumach, der im Herbste gleich prächtige wilde Wein (Ampelopsis) oder der Efeu in die Höhe, dem Licht entgegen. Dieser Wald, die Perle aller blattabwerfenden Waldungen der nördlichen Erdhälfte, verschwand natürlich zuerst entlang den großen, schiffbaren Flüssen" (Mayr, Fremdländische Wald- und Parkbäume für Europa).

In den höheren Lagen der Alleghanies verliert der Laubwald allmählich diesen Charakter und wird einförmiger, Buchen und Eichen, der Zuckerahorn (Acer saccharinum), die Gelbbirke (Betula lenta) und die Roßkastanie (Aesculus rubra) herrschen vor bis 1800 m, endlich darüber hinaus von Nadelholzwaldungen abgelöst. Das gleiche gilt für die nördliche Hälfte des Laubwaldgebietes, wo Ahornarten, Birken, Weiden und Pappeln bis an den Nadelwaldgürtel vorherrschen.

Berühmt ist das Farbenspiel des Herbstes im amerikanischen Walde, das bei den verschiedenen Bäumen und Sträuchern alle Töne von Gelb bis zum brennenden Rot durchläuft; die schönen Herbstfärbungen fallen auch in Deutschland bei den amerikanischen Eichen-, Ahornarten usw. auf, die vielfach als Parkbäume angepflanzt sind.

In ähnlicher Weise wie in Amerika wandelt sich das Bild des Waldes in Japan. Die Ostküste von Formosa und die südlichen Liukiuinseln werden von Süden her von tropischer Flora erreicht; subtropischer Wald, der dem warmen nach Nordosten gehenden Meeresstrom sein Dasein verdankt, herrscht auf den nördlichen Liukiuinseln und im Flachlande des südlichen Japan. Immergrüne Eichen und Lorbeerbäume, Podocarpus und Cycas finden sich; der berühmte Kampferbaum und die Kamellie haben hier ihre Heimat. Allmählich mischt sich winterkahler Wald ein und in den Höhen Nadelwälder. Mayr unterscheidet für Kiushiu, Shikoku und Hondo eine Region der Edelkastanie, die auf den erstgenannten Inseln zwischen 500 und 1000 m liegt; weiter nach Norden reicht die Kastanie nur bis 400—500 m, und auf Hokkaido nur im warmem Südwesten noch bis 100 m. Zahlreiche Arten von Laubhölzern besiedeln diese Region, Magnolien, Eichen, Ahornarten usw., denen sich charakteristische Koniferen, wie Sciadopitys und Thujopsis gesellen. Dann folgt die Region der Buchen, im Süden von 1000—2000 m, im mittleren Japan bis 1500—1800 m, in der sich Linden- und Ahornarten, Birken und Erlen finden mit Sträuchern aus den Gattungen Evonymus, Hamamelis, Salix usw. Die gemäßigt kühle Region der Tannen und Fichten, die auf die Buchenregion folgt, ist in Kiushiu noch nicht vertreten, im mittleren Hondo in der Höhe von 1800—2500 m. Im östlichen Jeso und auf den Kurilen kann der Nadelwald bis ans Meer herantreten: Tsuga diversifolia und Larix leptolepis sind für Hondo kennzeichnende Formen.

F. Die Flora der Hochgebirge.

Wenn wir im Riesengebirge durch dunklen Fichtenwald emporsteigen, so läßt allmählich, je höher wir kommen, die Geschlossenheit des Waldes und der Höhenwuchs der Bäume nach. Schließlich trotzen nur noch einzelne, kümmerlich gewachsene Bäume mit zerrissener Krone und abgestorbenen Ästen der Gewalt des Windes und der lange lagernden Schneelast, bis wir über sie hinaus in die baumfreie Region eintreten. Dann breitet sich plötzlich wie eine dichte Decke dunkelgrünes Gebüsch der Zwergkiefer über den Boden; kein Stamm und Wipfel ragt heraus, gleichmäßig, wie oben abgeschnitten, zeigt sich das grüne Dickicht. Die Zwergkiefer (Knieholz, Krummholz, Legföhre), Pinus pumilio, bildet keine Hauptstämme aus, sondern von der Wurzel gehen nach allen Seiten hin gleichstarke Äste, die niederliegen und sich dann mit knieförmiger Biegung nach oben wenden. Für das Riesengebirge ist diese Legföhre in einer Region von 1260—1600 m ganz konstant, in den Alpen kommen zwischen der Legform auch kleine, aufrechte Stämme vor als Übergang zur hochstämmigen Form der Bergkiefer.

Abb. 43.
Knieholz-Bestände im Riesengebirge. (Aufnahme von M. Brandt.)

Das Auftreten der Zwergkiefer zeigt uns im Riesengebirge die Baumgrenze an, oberhalb deren keine Holzgewächse mit aufrechtem Stamm mehr gedeihen. Die Baumgrenze liegt natürlich in den Gebirgen in sehr verschiedener Höhe, ebenso wie auch in den einzelnen Teilen der Gebirge je nach ihrer Exposition und nach sonstigen Bedingungen. In der Schweiz folgt auf die Kultur- oder untere Region, in der der Weinstock gedeiht, die des Laubwaldes bis zur Buchengrenze, dann die Region des Nadelwaldes (Fichte, Lärche, Arve) bis zur Baumgrenze, darüber endlich die baumlose alpine Region. Die Vegetation wandert das Gebirge hinauf, Schnee und Eis stoßen von der Höhe herab vor und setzen im ewigen Kampfe dem Vordringen der Pflanzenwelt ein Ziel. Den Begriff der Baumgrenze kann man in verschiedenem Sinne fassen; zunächst ist die Waldgrenze ein mehr oder weniger breiter Gürtel, in dem sich der geschlossene Wald in einzelne Baumgruppen aufzulösen beginnt; die Verbindungslinie der vereinzelten obersten Exemplare, die noch Stämme bilden, stellt dann die eigentliche Baumgrenze dar, oberhalb deren sich die Baumart noch in einzelnen Krüppelexemplaren zeigen kann (Krüppelgrenze). So paßt sich z. B. die Fichte

den veränderten Bedingungen beim Emporbringen im Gebirge an, während die Arve in ungebrochener Kraft bis zu ihren höchsten Standorten baumartig bleibt. Die Baumgrenzen sind für einige Orte der Schweiz folgende: Splügen 2040 m, Zermatt 2350 m, Arosa 2000 m, Pilatus 1780 m, St. Bernhard 1880 m, Sentis 1650 m; im Ortlergebiet liegt die Baumgrenze bei 2200—2300 m. Ihre Bedingungen sind verschiedener Natur; die klimatischen Gründe für das Aufhören der Bäume liegen besonders in der Abnahme der Temperatur und in der Kürze der Vegetationszeit. In der Schweiz beträgt an der Baumgrenze die mittlere Temperatur im Juli etwa 10°, kann aber z. B. bei Zermatt bis 7,5° sinken. Dazu kommt die starke Windwirkung. Große Massengebirge begünstigen ein Vordringen der Baumgrenze nach oben, wie z. B. im Engadin und Wallis die Grenze viel höher liegt als in den Voralpen.

Oberhalb der Baumgrenze liegt die alpine Region mit ihren Beständen von Bergsträuchern, ihren Weiden und Matten und ihren Gesteinsfluren. Eine eigenartige, prächtige und farbenfreudige Flora erfreut hier das Auge. Die wichtigsten Bedingungen, die den Typus der alpinen Vegetation geprägt haben, sind folgende: Die Kürze der Vegetationsperiode, in der überhaupt Wachstum und Ernährung möglich ist, die starke Insolation (Bestrahlung durch direktes Sonnenlicht), die starke Kälte. In den Alpen wirkt die erwärmende Kraft der Sonne ungleich eindringlicher als in der Ebene, so daß dadurch für die Pflanzen die geringere Luftwärme teilweis ausgeglichen werden kann. Bei vielen Alpenpflanzen, besonders solchen, die trockene Felswände, trockene Gelände mit Gesteinsschutt usw. bewohnen, kommt die Wasserarmut des Standortes hinzu. Diesen Lebensbedingungen entsprechen Tracht und Wachstum der Alpenpflanzen. Die meisten alpinen Gewächse sind mehrjährig, wodurch ein schnelles Austreiben im Frühjahr ermöglicht wird; auch können die Pflanzen schlechte schneereiche Jahre mit ihren unterirdischen Organen überdauern. Diese sind immer stark entwickelt als lange, tiefdringende Pfahlwurzeln oder vielverzweigte Rhizome (Wurzelstöcke), wodurch die Pflanzen reichlich mit Wasser versorgt werden und vor Erfrieren und Austrocknen geschützt werden. Die oberirdischen Teile zeigen einen niedrigen, gedrängten Wuchs durch Anschmiegen an den Boden und Verkürzung der Stengelglieder. Die häufigsten Formen sind neben den Zwergsträuchern Polster- und Rosettenpflanzen. Dieser Wuchs schützt sie gegen den Schneedruck und die Wirkung des Windes. Viele Alpenpflanzen sind außerordentlich frosthart; einzelne Felsenpflanzen vertragen ohne besonderen Schutz auf offenen Standorten die tiefsten Wintertemperaturen, (z. B. wurden auf der Montblanc-Station — 43° gemessen). Andere Arten aber bedürfen der schützenden Schneedecke, unter der sie, dem Boden angeschmiegt, im Winter ruhen; dies gilt auch für die niedrigen, alpinen Holzgewächse, wie die Alpenrose, während Bäume mit aufrechtem Stamm durch den Schneedruck stark gefährdet werden.

Die intensive Wirkung der Sonnenbestrahlung ermöglicht durch Erhöhung der Assimilation ein kräftiges Wachstum der niedrigen Pflanzen in der kurzen Vegetationsperiode. Dabei bewirkt das starke Licht zusammen mit der Kälte der Nächte den gedrungenen Wuchs der Alpenpflanzen, der sie besonders von den Gewächsen der Ebene unterscheidet.

Daneben werden bei besonderen Standortsbedingungen noch viele ausgeprägt xerophile Eigenschaften entwickelt, durch die der Vertrocknungsgefahr begegnet wird.

Solche Standorte sind z. B. schneefreie Stellen an steilen Felsen, die der austrocknenden Wirkung von Kälte und Wind ausgesetzt sind, dann die trockenen Felswände und Gesteinsschuttplätze, an denen nur wenig Wasser in Spalten und Zwischenräumen festgehalten wird. Hier ist für die Pflanzen die geringe Entwicklung der oberirdischen Teile und die Zusammendrängung der Vegetationsorgane zu dichten Polstern und Rosetten von Vorteil (sehr ausgeprägt z. B. bei der Gattung Saxifraga, dem Steinbrech), dann die Verkleinerung der Blattoberfläche und die häufige Bekleidung mit einer dichten Haardecke oder mit Schuppen, sowie auch anatomische Eigentümlichkeiten wie sie allgemein bei Xerophyten vorhanden sind und schon früher beschrieben wurden.

Die geschilderten Merkmale der Alpenpflanzen sind im Laufe langer Zeitperioden durch Anpassung an Klima und Boden entstanden und nunmehr erblich fixiert; daß aber das alpine Klima in der Richtung dieser Anpassungen schon bei einer Generation wirksam sein kann, zeigen Versuche mit Arten, die gleichzeitig in der Ebene und im Gebirge kultiviert wurden. Solche Versuche sind besonders von Bonnier angestellt worden., um die Entstehung alpiner Eigenschaften zu verfolgen. Exemplare von Arten, die eine ziemlich große senkrechte Verbreitung haben, also große Höhenunterschiede vertragen, (z. B. Helianthemum vulgare), wurden halbiert und die eine Hälfte in der Ebene, die andere im alpinen Standort weiter kultiviert. Dann zeigte sich ein erheblicher Unterschied bei der weiteren Entwicklung; die einen Exemplare zeigten den Charakter von Pflanzen der Ebene, die andern gewannen alpine Züge. Die unterirdischen Teile waren kräftiger und stärker verzweigt, die oberirdischen kürzer und gedrängt, die Blätter waren kleiner, fester und in ihrem Gewebe dichter. In der letzteren Eigenschaft zeigt sich deutlich die Wirkung des intensiven Lichtes.

Auffallend ist endlich noch bei den Alpenpflanzen die verhältnismäßige Größe der Blüten und ihre leuchtende Farbe; Matten, Felsen und Geröll sind geziert mit den tiefblauen Glocken der Enziane, mit denen Primeln, Ranunkeln, Steinbrech und andere an Farbenpracht wetteifern; häufig tritt ein kräftiges Rot in der Blüte hervor. Eine Erklärung dieser Blüteneigenschaften etwa in der Züchtung durch Insekten zu suchen, als ob bei dem Abnehmen der Zahl der Insektenbesucher die Blüten im verschärften Konkurrenzkampf sich nun gegenseitig zu übertrumpfen suchten, ist kein gangbarer Weg. Die Ursache liegt vielmehr unmittelbar im alpinen Klima, besonders in der kräftigen Bestrahlung, wie das Experiment erwiesen hat.

Die Beschreibung einiger Typen und Genossenschaften von Pflanzen der Alpen, des am besten erforschten Hochgebirges mag nun zunächst die vorstehenden allgemeinen Bemerkungen veranschaulichen. Es wurde schon erwähnt, daß die niederliegenden Formen von Pinus montana, die den Krummholzgürtel bilden, über die Waldgrenze hinaus die Bäume ablösen, besonders von 1500—2300 m; in unteren Lagen sind sie mit aufrechten Nadelhölzern gemischt. Das Krummholz vermag seine niederen, sehr dichten Bestände auf sehr verschiedenem Boden, auf Kalk oder Urgestein auszubilden. Diese bilden einen Schutz gegen Lawinen; während die Stämme der Bäume niedergelegt werden, werden die biegsam zähen Äste der Legföhre nur niedergedrückt, um sich später unbeschädigt wieder aufzurichten.

Auffallender als das dunkle Gebüsch der Zwergkiefern bekränzen die Berghänge die oft ausgedehnten Bestände der Rhododendron-Arten, der Alpenrosen und ihrer

Verwandten aus der Erikazeenfamilie. Alpenrosen — in diesem Worte liegt schon die Bewunderung für den Zauber ausgedrückt, den die Bestände dieser herrlichen Pflanzen ausüben, wenn sie mit der leuchtenden Pracht ihrer roten Blüten überschüttet sind. Wir haben in den Alpen zwei Arten, die rostrote Alpenrose, Rh. ferrugineum, und die behaarte Alpenrose, Rh. hirsutum; beide sind niedrige, von Grund auf stark verzweigte Sträucher mit derben, lederigen Blättern; die Blätter der ersteren sind unterseits durch Schuppenhaare rostrot gefärbt, kahl, die der letzteren bleiben beiderseits grün und sind am Rande von Borstenhaaren gewimpert. Ihre Höhengrenzen sind

Abb. 44.
Vegetation an den Ost-Pyrenäen (Canigon) bei 2000 m: Knieholz (die var. uncinata), Rhododendron ferrugineum, Cytisus capitatus. (Aufnahme von E. Pritzel.)

nicht sehr verschieden, für Rh. ferrugineum reicht diese im Wallis von 1200—2700 m, in den Bayrischen Alpen von 1690—2033 m, im Salzkammergut von 1299—1949 m, für Rh. hirsutum in den Bayrischen Alpen von 1397—2437 m. So gedeihen sie schon in der Koniferenregion und gehen weit über die Baumgrenze hinaus. In den Südalpen gehen die Alpenrosen weit in die Vorberge hinab, auch an geschützten Stellen der Zentralalpen und nördlichen Alpen schicken sie Vorposten in größere Tiefen. Meist wird ein weiteres Vordringen hinabwärts gehindert durch Nachtfröste, die nach Abtauen des Schnees eintreten und die jungen ungeschützten Triebe vernichten. Eine lange schützende Schneebedeckung ist am besten für ihr Gedeihen.

Die behaarte Alpenrose liebt den kalkreichen Boden an offenen, trockenen Standorten, die rostrote Art dagegen bildet auf Urgebirgen Bestände, besonders auf feuchterem, humösem Boden. Beide schließen einander daher im allgemeinen aus. Doch sind sie nicht durchaus an Kalkboden oder Kieselboden gebunden, z. B. besiedelt Rh. ferrugineum allein mit Ausschluß der andern Art den Jura. Nägeli hat für das Vorkommen bestimmter Arten auf Kalkboden oder Kieselboden eine Erklärung durch den Wettbewerb der Arten gegeben. Wenn nur eine Art vorhanden ist, besiedelt sie Böden verschiedener Natur, sind dagegen beide Arten vorhanden, so ist die eine besser an Kalkboden, die andere besser an Kieselboden angepaßt. Sie verdrängen sich dann gegenseitig, so daß eine mehr oder weniger reinliche Scheidung in Kiesel- oder Kalkpflanzen entsteht. Bei den Alpenrosen ist die rostrote Art weniger wählerisch, wo aber die behaarte Art auf Kalkboden vorkommt, da verdrängt sie die andere.

Abb. 45.
Salix reticulata, netzblättrige Weide.
(Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

Neben den Alpenrosen, den bekanntesten Vertretern der Erikazeen, spielen in der alpinen Region einige andere Arten dieser Familie eine gewisse Rolle, besonders Loiseleuria (Azalea) procumbens und die Arctostaphylos-Arten.

Wie das Krummholz die hochstämmigen Koniferen in der alpinen Region ablöst, so hat auch im Gebirge die Gattung Salix ihre niedrigen, stammlosen Zwergformen, die teilweise bis zu großen Höhen hinaufsteigen. Die Alpenweiden bilden keine großen zusammenhängenden Bestände, sondern folgen den Bachufern des Hochgebirges oder bilden dichte Gruppen auf den Moränen der Gletscher. Die Weiden sind mehr ein Geschlecht des Nordens, wo ihre Zwergformen weite Strecken besiedeln. Mehrere Arten von niedrigem Wuchse mit flach auf der Erde ausgebreiteten Ästen sind auch der Arktis und den Alpen gemeinsam angehörig, so die zierliche S. reticulata, deren kriechendes Stämmchen häufig von Erde bedeckt ist und nur die kleinen Zweige hervortreten läßt, die an der Spitze rundliche Blätter mit silberweißer, netziger Unterseite tragen. Sie lebt an feuchten Stellen der höheren Alpen bis nahe der Schneeregion. Eine andere Art, S. retusa, mit sehr kleinen stumpfen und ausgerandeten Blättern, die gleichfalls arktisch ist, hat in den Hochalpen eine Zwergform, die Thymianweide, var. serphyllifolia, deren reichverzweigte Äste ganz dem Boden angedrückt sind. Die dritte arktisch-alpine Art endlich, S. herbacea, die krautartige Weide, ist die winzigste, die Holzpflanze in der größtmöglichen Reduktion; sie bildet, bis hart an der Grenze des ewigen Schnees gedeihend, kleine Rasen, das Stämmchen und die unteren Äste in der Erde vergrabend. Auch ein anderes in den Alpen weit verbreitetes Sträuchlein kehrt im hohen Norden wieder, Dryas octopetala, der Silberwurz, aus der Familie der Rosazeen. Von einem kurzen Stämmchen aus breitet er ein bewurzeltes System von Ästen und Zweigen aus, die dem Boden anliegen. So überzieht die Pflanze oft größere Flächen, besonders auf Geröll und Bachschutt; besonders liebt Dryas das Gerölle der

Phot. E. Pritzel

Arvenbäume auf der Riffel-Alp bei Zermatt

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Kalkalpen, doch verschmäht der Silberwurz auch Urgesteinsboden nicht. Eine Fülle schöner weißer Blüten von ansehnlicher Größe überschüttet den Rasen; die Früchtchen sind dann ähnlich wie die der Pulsatillen von einer langen federigen Granne, dem stehenbleibenden Griffel gekrönt.

So eindrucksvoll auch die Strauchformationen der alpinen Gelände, wie die leuchtende Schönheit der Alpenrosenbestände sind, der eigentliche Vegetationscharakter der Alpen enthüllt sich erst in seiner ganzen Herrlichkeit in den baum- und strauchlosen Matten und Weiden und den Felsen- und Geröllfluren der hohen Regionen, deren Blütenpracht jeden empfindenden Wanderer, der in die freie Natur des Hochgebirges hinaustritt, zur Bewunderung zwingt. Die alpinen Stauden leben teils zerstreut an Felsen und auf Geröll, teils bedecken sie in zahlreichen Individuen sich vereinend zusammenhängende Matten und Weiden; gerade hier finden die weitverbreiteten Arten ihr Auskommen, deren Wettbewerb die Felsenpflanzen unterliegen müssen. Zahlreich sind die Arten dieser Genossenschaft, einen dichten Teppich sattesten Grüns bildend, den die glänzenden Blüten der Enziane, der Alpenprimeln und vieler anderer Gattungen schmücken. Von besonders charakteristischen und verbreiteten Arten der „Milchkrautweiden", denen der höchste Wert für die Viehzucht zukommt, seien erwähnt: Leontodon hispidus, das rauhe Milchkraut, das, von den Wiesen der Ebene in die Alpen ansteigend, häufig tonangebend ist, und Crepis aurea, der Goldpippau, mit orangegelben Blütenköpfchen, dann die Wegeriche des Gebirges: Plantago alpina und P. montana, zwei der besten Futterpflanzen, besonders der erstere, das „Adelgras", mit einer Rosette, frischgrüner, schmaler Blätter. Ferner Ranunculus montanus, der gelbe Berghahnenfuß, Potentilla aurea, ein Fingerkraut mit goldgelben Blütensternen und Geum montanum, der Berg-Nelkenwurz. Alle diese Rosettenpflanzen drängen zum kurzen Rasen der Alpenmatte zusammen, untermischt mit Gräsern wie Phleum alpinum, mit seiner zylindrischen rauhen Scheinähre, oder Poa alpina, dem kräftig wachsenden Alpenrispengras und einigen zierlich blühenden Agrostis-Arten.

Zahlreich sind andere Arten eingestreut. Unter ihnen fallen besonders durch ihre leuchtenden Farben die Enziane auf. Gentiana ist eine außerordentlich artenreiche Gattung in den Gebirgen der Alten Welt, dann auch in den südamerikanischen Anden in großer Formenfülle verbreitet. Seltener entwickeln sich die hochwüchsigen Arten zu kräftigen Pflanzen, wie Gentiana purpurea, deren Blüten außen purpurfarbig und innen gelb sind. Die meisten Arten der Alpenweiden, durch ihre schön blauen Blüten gekennzeichnet, sind niedrig, mit Blattrosetten am Boden; aus der Rosette erhebt sich der zierliche blühende Stengel bei dem Frühlings-Enzian, G. vernalis und seinen zahlreichen Verwandten, oder er bleibt ganz gestaucht und treibt die große Blüte dicht über dem Boden, wie bei Gentiana acaulis, dieser besonderen Zierde der Alpenmatten. Von anderen bekannten Alpenpflanzen dieser Genossenschaft seien erwähnt die duftende Orchidee Nigritella nigra mit ihrer schwarz purpurnen dichten Blütenähre, Alchemilla-Arten, Anemone vernalis, Campanula barbata, Aster alpinus, als einige Beispiele aus der Fülle der Gestalten, die klein an Wuchs, aber reich an Schönheit und Blütenpracht die Alpenweide beleben. Dem Weidegang des Viehes verschlossen sind die Wildheubänder, wo sich an fast unzugänglichen Plätzen Miniatur-

Alpenwiesen ausbilden. „Nirgends ist die Mischung der Alpenkräuter bunter, reicher, nirgends stehen die Stauden üppiger und voller als auf diesen schmalen Vorsprüngen, wo der Humus die Spalten der Felsen erfüllt, wo der Anprall der Sonnenstrahlen an die ringsum anstrebende Wand den Boden erwärmt und die Wasserfäden im Gestein niedersickern. Da finden sich entzückende Gruppen der auserlesensten Arten in unerreichter Entfaltung, und gerne macht der Botaniker dem Wildheuer Konkurrenz . . ." (Christ). Ist hier die Vegetation vom Einfluß der Kultur fast unberührt, besonders dem Abweiden nicht unterworfen, so zeigt sich dieser Einfluß an anderen Plätzen im Gebiet der Weide und Mahd bedeutend. Die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaft ist ganz anders auf den gedüngten Kulturwiesen (Mähewiesen), wie sie besonders in der voralpinen Region in den Alpentälern sich finden, aber auch in die alpine Region über 2000 m hinausgehen. Hier herrschen von Gräsern besonders der Goldhafer, Trisetum flavescens, dann Agrostis vulgaris und Festuca rubra, mit ihnen viele verbreitete Montan- und Ebenenpflanzen wie Rumex acetosa und arifolius, Cardamine pratensis, Ranunculus acer, Plantago lanceolata. Häufig breitet sich in Massenvegetationen der Schlangenknöterich, Polygonum bistorta, aus; die schlanken Stengel bedecken zu Tausenden den Boden, der Wiese einen rötlichen Schimmer verleihend. Im Frühjahr ist's ein anderes Bild: nach dem Schmelzen des Schnees sprießen zahllos weiß- oder violett-blühende Frühlingskrokus und im Herbst schmückt sich die Wiese mit den rosenroten Blüten der Herbstzeitlose, Colchicum autumnale, die allerdings selten in die alpine Region emporsteigt.

Der Wechsel der Jahreszeit macht sich natürlich überhaupt bei den Alpenmatten und -weiden in ähnlicher Weise wie in der Ebene bemerkbar, nur daß sich Frühlings- und Sommerflor in der kurzen Vegetationszeit schnell aneinander reihen. In der ersten Frühlingsblüte nach dem schmelzenden Schnee herrschen zartere weiße und rosa Farben vor, denen die tieferen Farben des Sommers in ihrer Mannigfaltigkeit folgen. Die zweite Hälfte des Junis besonders ist für die mittlere Alpenflora die Zeit der vollsten Blütenentwicklung, die aber noch in den Sommer hinein anhält; im Hochsommer erst erschließt sich die höchste nivale Flora zu voller Blüte.

Auf flachgrundigen mageren Matten und Weiden ist in den Alpen von 900 bis 2500 m Höhe eine trockenheitliebende Formation sehr verbreitet, die besonders durch das Borstgras, Nardus stricta, gekennzeichnet wird. Es ist ein steifes schmalblätteriges Gras, das dichte Horste ausbildet; der kurze Halm trägt eine schwache lockere Ähre. Andere mehr oder weniger xerophile Gewächse schließen sich an, so trockene Flechten, Cetraria und Cladonia, dann Lycopodium alpinum, das zierliche schmalblättrige Rispengras Aira flexuosa, sowie Potentilla aurea, Campanula barbata u. a. Häufig sind diese einförmigen, farblos trockenen Gelände stundenweit ausgedehnt. An steileren, trockenen und sonnigen Hängen tritt für Nardus die Horstsegge, Carex sempervirens, ein und zwar auf Kalk wie auf Urgestein, wobei dann in der Zusammensetzung der begleitenden Pflanzen sich Verschiedenheiten zeigen; oder auf kalkreichem Boden herrscht an steilen Hängen die Formation der Blaugrashalde, gekennzeichnet durch Sesleria coerulea. Das Blaugras ist ein anspruchsloses Gewächs, mit geringer Humusmenge vorlieb nehmend und gesellig mit dichten Horsten den trockenen Kalkboden locker bekleidend; die dichte Blütenähre ist stahlblau überlaufen. Die Blau-

grashalde ist der Fundort mancher seltenen Pflanze; auch das Edelweiß siedelt sich gern hier an jähem Hange an und schmückt ihn mit seinen schneeigen Sternen.

Eine besondere Genossenschaft alpiner Gewächse trifft man in der Region der Alpenmatten in den Schneetälchen. So wurden von Oswald Heer die muldenförmigen oder schwachgeneigten Stellen genannt, besonders an den Nordhängen, wo die Schneebedeckung lange andauert; sie sind vom Schmelzwasser des Schnees durchtränkt und gewöhnlich reichlich mit schwarzem Humus bedeckt; die niedrige Temperatur und die dauernde Feuchtigkeit sind ihre besonderen Bedingungen. Auch sie sind mit mehr oder weniger geschlossenem Rasen bedeckt. Besonders kennzeichnende Arten sind die zierlichste Zwergweide, Salix herbacea (vgl. S. 216), dann Plantago alpina, Leontodon pyrenaicus, Gnaphalium supinum, die unscheinbare Doldenpflanze Meum mutellina, die Muttern, die, mit langer Pfahlwurzel versehen, mit unterirdischen kriechenden Trieben sich ausbreitet. Weiterhin Leucanthemum alpinum, die niedrige Alpenwucherblume mit ihrem weißen Blütenstern, Arenaria biflora, das zweiblumige Sandkraut, das seine zierlichen Stengel auf der Erde ausbreitet, und einige Enziane. Die Schneetälchen finden sich besonders auf Urgestein, eine Anzahl von Pflanzen der Weiden und Matten gehen mit Vorliebe auf diese Standorte über; ihnen schließen sich Gewächse der Fels- und Schneeregion an. Auf Kalkboden entwickeln sich ähnliche Formationen, besonders wo das kalte Schmelzwasser über den Boden rinnt; kalkfeindliche Elemente wie Salix herbacea bleiben aus; kalkliebend sind im Gegenteil z. B. Salix retusa, Achillea atrata, die schwarze Schafgarbe und Hutchinsia alpina, die Alpen-Gemskresse.

Abb. 46.
Alpenglöckchen (Soldanella alpina). (Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

Die lange Schneebedeckung und der kalte Boden verzögern die Entwicklung, erst spät im August tritt meist die Blüte ein. Die ersten Boten dieses späten Frühlings sind die zierlichen Alpenglöckchen, die Soldanella-Arten aus der Primulazeenfamilie.

Neben Matten und Weiden herrschen in den Alpen die offenen Formationen, wo die Ungunst des Bodens nicht erlaubt, daß sich ein geschlossener Vegetationsteppich ausbreitet. Der nackte Fels, in dessen Ritzen sich nur etwas Humus sammelt, wird von zerstreuten Rosetten- und Polsterpflanzen besiedelt, die ihre Wurzeln tief in die Spalte hineinschicken, und über das Geröll und den Gesteinsschutt der Kalkberge breiten sich locker sprossend blütenprächtige Alpenkräuter; zwar wird es ihnen hier schwer genug gemacht, einen kümmerlichen Lebensunterhalt zu gewinnen, doch haben sie den Vorteil des geringern Wettbewerbes anderer Gewächse. Mit den Rasenpflanzen der Matten können sie allermeist einen Wettkampf nicht aushalten und meiden daher deren Standorte. Aber mit wenigem zufrieden, dringen sie zu beliebiger Höhe in den Alpen

empor; wo oberhalb der Grenze des ewigen Schnees Geröll oder steile Felswände längere Zeit von Schnee befreit werden, da siedeln sich kleine Gruppen dieser „Rivalpflanzen" an und schmücken die Öde. Teilweise blühen sie mit den leuchtendsten Farben, wie der reizende Himmelsherold Eritrichium nanum, unserem Vergißmeinnicht verwandt, aber den Felsen mit winzigen Polstern angedrückt, aus denen sich die Blüten von wunderbar tiefem Blau erheben. Wer je an nacktem Fels des Urgebirges im Wallis in der Schneeregion über 3000 m Höhe diese Pflanze entdeckte, dem wird ihr Anblick unvergeßlich bleiben.

Die absolute Höhe der Schneegrenze wechselt in der Schweiz von 2450 m (Sentisgebiet) bis 3200 m (Monterosagruppe), so daß also für die Rivalflora keine einheitliche Grenze gesetzt werden kann; mit Sicherheit gehören aber alle über 3200 m steigende Arten zu ihr, und deren sind über 100 bekannt. Nach oben zu läßt ihre Zahl schnell nach; immerhin wurden (nach Schröter) noch 8 Blütenpflanzen in den Alpen über 4000 m beobachtet, so Ranunculus glacialis bei 4275 m am Finsteraarhorn oder Saxifraga muscoides und S. biflora neben Gentiana brachyphylla bei 4200 m am Matterhorn.

Noch unempfindlicher sind bestimmte Kryptogamen, die sich auf der von allem Leben verlassen scheinenden Eis- und Schneewüste des Hochgebirges ansiedeln. Es ist besonders der bekannte „Rote Schnee" der Alpen, eine kleine Alge, Sphaerella nivalis, die, sich massenhaft vermehrend, mit kugeligen rotgefärbten Zellen im Schnee lebt und ihm auf großen Flecken die kennzeichnende Färbung verleiht. Die Alge ist so an Kälte angepaßt, daß sie schon bei einigen Grad über Null abstirbt. Neben Sphaerella sind noch eine Anzahl von Algen und Pilzen des Schnees bekannt geworden; rote Schneealgen finden sich in den meisten Hochgebirgen der Erde und in den arktischen Gebieten.

Der nackte Fels des Hochgebirges wird außer von kleinen einzelligen Algen zunächst von Steinflechten besiedelt, die ihre häufig auffallend gefärbten Krusten der Unterlage fest andrücken. Sie sind die ersten Pioniere der Vegetation, indem sie auf das festeste Gestein zersetzend einzuwirken vermögen, viel schneller als die Atmosphärilien; vom Vorkommen von Humus unabhängig, können sie erst auf den Felsen anderen Gewächsen die Stätte bereiten und allmählich eine Vegetation höherer Pflanzen ermöglichen. Auch durch ihre völlige Unempfindlichkeit gegen Austrocknen sind sie an ihren Standort auf nacktem Fels angepaßt. Bei ihrem engen Zusammenhang mit der Unterlage sind sie meist an bestimmte Felsarten gebunden. Die verbreitetste Flechte des Urgesteins, in vielen Gebirgen heimisch, ist Rhyzocarpon geographicum, die gelb gefärbt, von schwarzen Linien gefeldert ist und schwarze Apothezienfrüchte hervorbringt.

Wenn man nun von Felsflora der Alpen redet, so ist nicht zu vergessen, daß die Standorte der einzelnen Arten hier in ihren Bedingungen außerordentlich verschieden sein können, auch abgesehen von der chemischen Natur des Gesteinsbodens. Bestimmte Arten halten sich nur im Schatten größerer Felsen, öfters an Stellen, die dauernd von Wasser berieselt bleiben, in Schluchten und großen Spalten. Andere bevorzugen die offenen besonnten Grate und Felsplatten und leben hier auf der nur wenig zersetzten Oberfläche oder sind in kleine Spalten und Risse eingeklemmt, deren Humus-

ausfüllung von ihren Wurzeln durchdrungen wird. Auch den letzteren fehlt es nicht an Feuchtigkeit, da selbst kleine Spalten als Wasserreservoire dienen. Jedenfalls kommen phanerogame Felspflanzen überhaupt erst vor, wenn sich auf dem Fels oder in Spalten Detritus angesammelt hat, der humusreich ist und von Würmern gelockert wird. Mit langer und starker Hauptwurzel dringen in die Spalten des Gesteins die Arten ein, die dann auf der Oberfläche ein dichtes, halbkugeliges Polster ausbilden, das an seiner Oberfläche aus Tausenden von Rosetten kleiner lederiger und behaarter Blätter zusammengesetzt ist, während sich im Inneren des Polsters Humuserde bildet. Ein Typus dieser Wuchsform ist die zierlich weißblühende Moosprimel, Androsace helvetica, die auf Kalkgestein durch die Alpen verbreitet ist. Sie wächst an schneefreien Felsgraten, die vom Wind gepeitscht werden; hier bietet ihr der dichte Polsterwuchs den Schutz gegen Austrocknung, da die schützende Schneedecke fehlt. Im Sommer ist sie befähigt, mit der langen Wurzel aus der Spalte Wasser aufzusaugen, um den Transpirationsverlust zu decken. Zugleich schützt der Polsterwuchs die Pflanze gegen die Schädigung durch Eiskristalle, die der winterliche Wind gegen sie schleudert; einen gleichen Schutz bietet, wie wir früher sahen, der Polsterwuchs den Wüstenpflanzen gegen den Sandsturm. In verschiedenen Familien kehrt der Polsterwuchs in den Alpen wieder, so bei der mit unscheinbaren weißlichen Blüten bedeckten Kariophyllazee Cherleria sedoides, die besonders auf Urgestein zu den größten Höhen vordringt. Flach und niedergedrückt ist das Polster bei der stengellosen Pechnelke, Silene acaulis, die sich mit vielen rosenroten Blütchen schmückt. Einen verwandten Typus der Felsenbewohner haben wir in den Rosettenpflanzen, der naturgemäß mit dem vorigen durch Übergänge verbunden ist; wenn nämlich zahlreichere Seitenrosetten an kurzen Stielen gebildet werden, so kann sich der Wuchs dem polsterförmigen annähern. Zu ihren schönsten Vertretern gehören in den Alpen die Primeln. So, besonders auf Kalk, die gelbe Alpenaurikel, Primula auricula, die mit derbem Rhizom in die Felsspalten dringt, und mit ihren dicklichen Blättern das Wasser festhält; andere Felsenarten sind rotblühend, wie die granitbewohnende Primula villosa. Eine der weitverbreitetsten Felsenpflanzen, besonders auf Kalk, ist die gelbblühende Draba aizoides mit kleinen dichten Rosetten von gewimperten Blättern; sie dringt in große Höhen der Alpen empor, ist aber andererseits noch in deren Vorgebirgen zu finden. Dann die schönen Steinbrecharten, die Saxifragen, ein besonderer Schmuck des Hochgebirges; bei manchen Arten, wie der zierlichen Saxifraga androsacea, häufen sich kleine Rosetten dicht gedrängt zu polsterähnlichen Rasen; lockerer stehen sie bei der hochwüchsigen S. cotyledon, die große Rosetten von fleischigen, mit Kalkinkrustationen zierlich weiß geränderten Blättern am Felsboden ausbreitet. Von der verwandten, ebenfalls fleischige Rosetten bildenden kalkliebenden S. aizoon berichtet Öttli, daß sie nur in Moosrasen auf den Felsen keimt; sie dringt nicht mit langen Wurzeln in die Felsspalten ein, sondern wurzelt nur im Moos und auf den Felsen, so daß sie leicht mit dem Moosrasen vom Wasser abgespült werden kann. Sie vermeidet daher Stellen, an denen die Gefahr des Viehtrittes und der Verschwemmung vorliegt.

Durch ihre dickfleischigen, wasserspeichernden Blätter sind die Krassulazeen oder Fettpflanzen der Alpen, besonders die Hauswurzarten gegen Verdunstung geschützt. Die Blätter sind in dichte Rosetten gestellt, aus denen sich die Blütenstände erheben;

nach dem Verblühen sterben die Rosetten ab, doch ist durch kurze Ausläufertriebe, die an ihren Enden neue Rosetten bilden, für reichliche Vermehrung gesorgt. Der bekannteste Vertreter ist der Spinnenhauswurz, Sempervivum arachnoideum, der weit durch die Alpen verbreitet ist; die dichtgedrängten Rosetten sind mit einem spinnenwebartig ausgebreiteten Überzug langer Haare bekleidet; die strahligen, hellroten Blüten heben sich an kräftigen Schäften aus den Polstern.

Der starre Felsen zerfällt zu Schutt. Durch chemische und physikalische Ursachen wird das Gestein gesprengt, von steilem Gehänge stürzen die Trümmer herab und

Abb. 47.
Gletscherglöckchen (Campanula cenisia).
(Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

Abb. 48.
Alpenmohn (Papaver alpinum).
(Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

sammeln sich in Geröllhalden, wo sie, nur locker aufgehäuft, leicht wieder in Bewegung geraten können. Aber auch unbeweglicher aufgesammelte Trümmermassen geneigter Flächen können durch die Gewalt von Wasser und Eis, durch Lawinen und Wildbäche wieder ins Rollen gebracht werden. Von der Vegetation solcher Halden der Geröllflur scheidet der Pflanzengeograph dann die eigentliche Schuttflur bei ruhendem Schutt auf ebener Fläche oder mit schwacher Neigung, die natürlich den Pflanzen insofern wesentlich andere Bedingungen bietet, als der Boden sich nicht verändert. Beiden gemeinsam ist der verminderte Konkurrenzkampf bei sehr offener Bewachsung und die Humusarmut des Standorts. Schröter besonders, dann z. B. E. Heß haben die

Lebensweise der Geröllpflanzen und ihre verschiedenartige Anpassung an den Standort studiert. Betrachten wir kurz einige dieser Typen in ihrem schwierigen Kampf ums Dasein. Auf dem Geröll aller Gesteinarten heimisch ist in den Alpen das Leinkraut, Linaria alpina, ein „Schuttüberkriecher". „Mit schlaffen, lose beblätterten und streckungsfähigen oberirdischen Trieben, die von einem Punkte ausgehen, liegen die Pflanzen ... auf dem Schutt oder arbeiten sich durch ihn hindurch" (Schröter). — „Die biegsamen Stengel, im Grobschutt sich durchdrängend, auf dem Feinschutt der Erde aufliegend, wenden sich am Ende graziös nach oben und tragen dort eine Traube der blauen Blüten, die im eleganten Schwung des Honigsporns und im blendenden Farbenkontrast des orangegelben Saftmals ihresgleichen sucht." Mit dem Geröll der Flüsse wird die Art aus ihrer alpinen Heimat bis in die Ebene hinabgeführt. Diesem Typus verwandt ist der der Schuttwanderer, die „mit verlängerten horizontalen wurzelnden Kriechtrieben den Schutt durchspinnen", wie das zierliche Gras des Kalkgerölles Trisetum distichophyllum, das weitverzweigt meterlang die dünnen Ausläufer durch die Lücken der Brocken hindurchschickt und am Lichte die beblätterten und blühenden Triebe bildet. So wird es der Pflanze leicht, bei Bedeckung mit Geröll sich zu behaupten und emporzuarbeiten. Auch dikotyle Blütenpflanzen wachsen ähnlich durchs Gerölle, wie einige Glockenblumen der Alpen, z. B. Campanula cenisia.

Abb. 49.
Felsvegetation am Gornergrat bei Zermatt, bei 3000 m, mit Ranunculus glacialis und Androsace glacialis. (Aufnahme von E. Pritzel.)

Auf andere Weise als die Schuttwanderer suchen die Schuttdecker „des verräterischen losen Bodens Herr zu werden: sie breiten eine niedere Rasendecke aus schlaffen wurzelnden Zweigen an seiner Oberfläche aus und bilden so kleine festere Inselchen." Ein Typus dieser Gruppe ist Saxifraga oppositifolia nebst verwandten Formen. Die Art, durch die dicht mit kleinen Blättern bedeckten Ästchen und rote Blüten ausgezeichnet, ist an mannigfachen Standorten in den Alpen zu Hause und zeigt demgemäß verschiedene Wuchsformen. An Felsen kann sie dichte kugelige Polster bilden, die durch eine lange Pfahlwurzel befestigt sind, auf Geröll geht sie zur Bildung eines lockeren Polsters über, dessen gestreckte Zweige über den Schutt kriechen. Endlich die „Schuttstauer": „Sie pflanzen sich mit festen Horsten in den Schutt oder auf den Schutt und stauen ihn, wo er beweglich ist. Auch sie können ihre vergrabenen

Triebe strecken, aber sie lassen keinen Schutt dazwischen durch, sondern halten ihn auf.“ Zu ihnen gehört eine der schönsten Schmuckformen des Gerölles, der Alpenmohn, Papaver alpinum, eine kalkliebende Art, die in verschieden blühenden Varietäten auftritt, von reinem Weiß oder von zitronengelber oder orangeroter Farbe. Die ausdauernde Wurzel bildet kurze Grundachsen, denen die fiederspaltigen Blätter rosettenartig angenähert sind; aus ihrer Mitte erhebt sich dann der nackte, bis fußhohe, von der großen Einzelblüte abgeschlossene Schaft. Die Blattbüschel aller Verästelungen drängen sich horstartig zusammen. Ferner zeigen ähnliche Wuchsform Steinbrech- oder Androsace-Arten. Einfacher organisiert ist der hochalpine, schöne, weißblühende Gletscherhahnenfuß, Ranunculus glacialis, der feuchteren, spät vom Schnee entblößten Felsschutt der höchsten Granitalpen bewohnt. Der kurze zwiebelartige Wurzelstock treibt aus dem Schutte hervor fingerlange geteilte Grundblätter und ein- bis mehrblütige Stengel.

Abb. 50. Zwergaurikel (Primula minima). (Nach einer Zeichnung von A. Oeffinger.)

Wie in den Alpen selbst, so sind auch in den höheren deutschen Mittelgebirgen Hochgebirgsformationen entwickelt, baumlose Matten und Weiden und Geröllfluren, und manche uns bekannte alpine Pflanze begegnet uns hier wieder. Freilich ist es nur ein schwacher Abglanz jener Herrlichkeit, die dort das Auge entzückt. So wächst auf dem Basalt der Schneegruben im Riesengebirge Saxifraga muscoides, und auf den Höhen finden wir die zartroten Blütensterne der ganz dem Boden angedrückten Primula minima, die in den Alpen weit verbreitet ist; andrerseits weisen manche Gewächse des schlesischen Gebirges auf nordischen Ursprung, wie die Steinbrechart Saxifraga nivalis in der Schneegrube, die den Alpen fehlt. Eine ziemlich reiche Auswahl von Gebirgspflanzen beherbergen die höheren süddeutschen Gebirge, wie Schwäbische Alb, Schwarzwald und Vogesen. Bei den letzteren, die im Hohneck die Höhe von 1361 m erreichen, sind ausgedehnte baumfreie Kuppen vorhanden; es mag auffallen, daß die Baumgrenze hier im Verhältnis zu den Alpen so tief liegt (ungefähr bei 1200 m) und daß die Kuppen nicht völlig von Wald umkleidet sind. Zum Teil sind die Eingriffe der Menschen sicher dafür maßgebend gewesen, doch gab es auch vor der Kultur baumfreie Spitzen, an denen Gebirgspflanzen angesiedelt waren; die außerordentlich heftig wehenden Winde setzten hier dem Baumwuchs ein Ziel. Nunmehr breiten sich ausgedehnte Hochweiden von 1000 m an aus, auf denen die Borstgrasmatte mit der uns schon bekannten Nardus stricta und Zwergstrauchheide (Calluna, Vaccinium) vorherrscht. Wegen der flachen Wölbung der Höhenrücken ist der Abzug des Wassers erschwert, und häufig sind bei Auffstauung der Feuchtigkeit die Bedingungen für die Bildung von Torfmooren gegeben. An der Ostseite stürzen die Hänge viel steiler ab als an der flachgesenkten Westseite, und diese Felspartien bilden den Standort mancher Hochgebirgspflanze. Auffallend sind die Beziehungen der Flora der Vogesen zu der der zentralfranzösischen Gebirge und der Pyrenäen; sie sind durch die

Pflanzenwanderungen während und nach der Eiszeit zu erklären, die uns noch späterhin in einem besonderen Kapitel beschäftigen sollen. Diese Wanderungen sind auch maßgebend für die teilweise engen Beziehungen der Floren der europäischen und asiatischen Gebirge untereinander, von den Pyrenäen an über die Alpen und Karpathen zum Balkan und Kaukasus und bis zum Himalaja und den Gebirgen des zentralen Asiens. Einige Arten haben die weiteste Verbreitung, viele Gattungen finden sich in allen Gebirgssystemen wieder, wo sie überall ihre besonderen Arten ausgebildet haben, wie Primula, Gentiana, Saxifraga. Auf die Höhe der Waldgrenze im Himalaja ist schon früher hingewiesen worden, Taxus baccata, Pinus- und Abies-Arten bilden die Wälder der oberen Regionen. In der alpinen und hochalpinen Region gehören die Arten großenteils zu Gattungen, die auch in den Alpen und Pyrenäen alpine Arten gebildet haben; einige sind dabei von einem in Europa unbekannten Reichtum an Arten, wie z. B. besonders Pedicularis. Andrerseits sind am Himalaja aus mehr östlichen Gattungen, die den Hochalpen fehlen, alpine Arten entwickelt; solche sind Corydalis, Oxytropis, Astragalus.

Enge Beziehungen reichen auch von den Alpen nach Italien hinunter, zum Apennin; Arabis alpina, Silene acaulis, Alchemilla alpina sind einige Beispiele aus seiner Gebirgsflora. Auf dem Ätna dagegen fehlen rein alpine Pflanzen, deren Entwicklung und Ausbreitung der Lavaboden nicht begünstigt. Nur einige Hochgebirgsformen haben sich aus den Arten unterer Regionen herausgebildet.

Blicken wir hinüber ins tropische Afrika, so sehen wir eine alpine Flora besonders in den Gebirgen des Ostens entwickelt, wo Berge von gewaltiger Höhe, wie der Ruwenzori oder sein berühmterer Genosse, der Kilimandscharo, ihr von Schnee und Eis bedecktes Haupt aus der Pracht des tropischen Urwaldes empor zum Himmel recken. Am Kilimandscharo beginnt der tropische Regenwald, der sogenannte Gürtelwald, über der Kulturregion in einer Höhe von 1700—1800 m mit tropischer Üppigkeit bis etwa 2200 m; dann geht er in den Höhen- oder Nebelwald über. Zweifellos reichte er früher tiefer hinab und wurde allmählich durch die Kultur zurückgedrängt, wie einzelne Reste in unteren Regionen zeigen. Im Höhenwalde sinkt des Nachts die Temperatur bedeutend und Fröste sind in der kühlen Jahreszeit nicht selten. Daher sind die ihn bildenden Gewächse wesentlich andere als im Regenwald; der baumförmige Wacholder Juniperus procera tritt hier auf neben Podocarpus milanjianus, einer Konifere mit säbelförmigen Blättern und großen Einzelsamen auf fleischigem Stiel, neben Hagenia abyssinica, einem ansehnlichen Rosazeenbaum, der unter dem Namen Koso in Abbyssinien bekannt ist, und anderen; reiches Unterholz ist vorhanden und viele Stauden schmücken den Waldboden, wie Impatiens-Arten, Akanthazeen und besonders Labiaten. Allmählich wird der Höhenwald lichter und eigentümliche Gewächse treten auf, die dann auch auf das freie Grasland übergehen, stammbildende Lobelien mit großem Blattschopf und langen Blütenständen und der berühmte Senecio Johnstoni, der baumförmig bis 4 m hoch wird und am Ende der Äste einen Schopf von halbmeterlangen graufilzigen Blättern trägt. Einzeln oder in kleinen Trupps geht er in Schluchten bis 4000 m Höhe. Die letzten kleinen Waldflecken schiebt die knorrige baumförmige Heide, Erica arborea, bis 3000 m am Gebirge vor.

JAN 8 - 1913

Im allgemeinen beginnt bei 2500 m die Grasflur, eine ausgesprochene trockne Formation. Das Klima unterscheidet sich am Kilimandscharo oder Ruwenzori wesentlich von dem der mitteleuropäischen Gebirge; in der Schneeregion ist der Boden bedeutend länger schneefrei, und die lebhafte Besonnung bewirkt eine starke Austrocknung des Bodens, wo nicht gerade Gletscherbäche Feuchtigkeit spenden. In der Nacht herrscht starke Abkühlung, so daß oft der Boden am Morgen bereift ist; das bewirkt ein Fehlen wärmeliebender Arten unterer Regionen. Die Gräser wachsen zerstreut in dicht geschlossener Büschelform mit schmalen und starren Blättern; neben der charakteristischen Eragrostis olivacea sind es Arten von Andropogon, Agrostis, Festuca. Nicht unter 3000 m hinab geht die dichte Horste bildende Danthonia borussica und erreicht im Felsgeröll am Kibo bei 4800 m und am Merugipfel bei 4700 m die Höhengrenze der Phanerogamen. Häufig noch gesellig treten daneben auf niedrige kleinblättrige Heidekräuter der Erikazeen-Gattungen Blaeria und Ericinella und zerstreut wachsen Arten verschiedener Gattungen, die zum Teil auf einen nördlichen Ursprung weisen, Carex, Luzula, Alchemilla, Trifolium und filzige Helichrysen. Nur wenige Arten gehen über 4000 m hinaus, wie die eben erwähnten Gramineen; über 4500 m herrschen die Flechten, die, in verschiedenen Farbentönen spielend, die freistehenden Felsblöcke bekleiden.

In Amerika bietet die Andenkette, die längs der Westküste verläuft und unter deren gewaltigen Spitzen sich der höchste Berg Amerikas, der Aconcagua (7039 m) befindet, den Raum für eine reiche Entwicklung hochalpiner Flora mit typischen Zügen. Noch wenig sind wir in bezug auf die Anden im Tropengebiet von Ekuador bis nach Venezuela über die Abgrenzung der Vegetationsregionen und die Bedingungen der Formationsbildung unterrichtet, desto besser aber für die südlichen tropischen Anden von Peru bis Nordargentinien und über die extratropischen von Chile. Nach älteren Forschern wie Pöppig, Meyen, Weddell sind hier neuerdings eine Anzahl von Botanikern tätig gewesen, auf deren Berichte wir uns stützen können; ich erwähne nur A. Weberbauer (Peru), K. Fiebrig (Bolivien), G. Hieronymus, R. E. Fries (Argentinien), Reiche (Chile).

In Peru lassen sich zwei Hauptketten der Kordilleren, eine östliche und eine westliche, unterscheiden, die aber reich verzweigt und von langen Flußtälern gefurcht und durchbrochen sind; sie geben keinen Raum für Hochebenen von weiter Ausdehnung. Nur im Süden öffnet sich das gewaltige Plateau des Titicaca-Hochlandes; von hier aus erstrecken sich nach Bolivien und Nordargentinien die ungeheuren Flächen der Hochebenen, die von den Bergzügen der Ränder eingefaßt werden. Im Norden Perus, in der Westkordillere, liegen die höchsten, 6000 m übersteigenden Erhebungen, die mit Schnee und Gletschern bedeckten Gipfeln der Cordillera blanca. Diese Gletscher sind nur noch unbedeutende Reste einer früheren, tiefer reichenden Vergletscherung der Hochanden, von der sich noch überall Spuren in den Moränen der heute schneefreien Region erkennen lassen. Der Westabfall der Gebirge nach dem pazifischen Ozean zu hat ein ausgeprägt trockenes Klima, nach den Anden hinauf nimmt die Feuchtigkeit von der Küste aus zu. Erst von 2000 m an im Süden Perus oder von 1000 m an im Norden, dazwischen in mittleren Lagen, beginnt eine Region, die eine Periode regelmäßiger Regenfälle genießt, an der Küste bringen die Nebel

Feuchtigkeit, darüber liegt eine fast regenlose Binnenlandzone. Bei 3600—3700 m liegt für Mittelperu die untere Grenze der Schneefälle, erst über 4000 m werden diese aber wirklich häufig. Reifbildung dagegen kann noch tiefer hinab beobachtet werden, im nördlichen Peru bis etwa 3000 m, im südlichen bis 2500 m. Dadurch ist für anspruchsvollere Pflanzen eine obere Grenze ihres Vorkommens gegeben. Wesentlich anders als auf der pazifischen Seite sind die Niederschlagsverhältnisse am Ostabfall des Gebirges gegen Brasilien hin, der vom Passatwind erreicht wird. Niedrige Gebirgszüge sind hier den Hochanden vorgelagert, die sich zum Amazonas-Tiefland herabsenken und an ihrer Ostseite gewaltige Regenmengen erhalten; in verschwenderischer Fülle gestaltet hier in der Montaña-Region die Tropennatur das Vegetationsbild. Die vorgelagerten Gebirge entziehen den westlicheren Bergzügen den Regen, so daß bis gegen 2000 m ungefähr eine trockene Region herrscht. Darüber aber sammeln sich am Ostabfall der Anden reichliche Nebel, die stellenweise fast das ganze Jahr andauern. Hier wird die Vegetation von immergrünem Gehölz und Buschwald gebildet; man heißt diese Region, die bis 3500 m etwa reichen kann, in Peru die „Ceja de la Montaña", die Augenbraue der Montaña. Hier sind besonders im unteren Teile die Cinchonen zu Hause, die die Chinarinde liefern; die Gattung reicht nördlich bis nach Venezuela.

Die hochandine oder Punaregion (nach Weberbauer) beginnt in Peru in einer Höhe von 3800—4000 m; es treten dann erst eine Reihe von Gattungen von ausgeprägt alpinem Charakter auf. Und zwar sind es zum Teil Gattungen, die auch in den Hochgebirgen der Alten Welt einen Hauptteil der Flora bilden, wie die Gramineen Agrostis, Poa, Festuca, dann Alchemilla, Viola, Gentiana mit zahlreichen Arten. Freilich sind die Arten alle von denen der alten Welt verschieden, und eine große Zahl eigener Gattungen zum Teil sehr deutlich hervorgehobenen Charakters kommen daneben vor, von denen nachher noch einige erwähnt werden sollen. Von 4500 m ab verarmt die Flora allmählich an Arten- und Individuenzahl, doch steigen einzelne Arten noch weit im Gebirge empor. Einige Höhengrenzen für Phanerogamen in den Anden überhaupt seien hierbei erwähnt; so wurden beobachtet am Chimborazo (2° s. Breite) bei 5200 m Senecio Hallii, am Sorota (16° s. Breite) bei 5700 m Malvastrum flabellatum und Calamagrostis glacialis, am Nevado de Chañi 24° s. Breite) bei 5700 m Malvastrum obcuneatum, am Nevado de Cachi (25° s. Breite) bei 5800 m Draba Mandoniana. Das ist der höchstgelegene Fundort für Blütenpflanzen in der neuen Welt; in der alten Welt kommt in Westtibet die wollige Kompositе Saussurea tridactyla bis 5800 m vor, und die Gebrüder Schlagintweit berichten, daß sie noch in der Höhe von 6038 m Phanerogamen am Karakorum im Himalaja angetroffen haben.

„Die Physiognomie der hochandinen Pflanzen wird beherrscht von dem Prinzip einer möglichst geringen Erhebung über die Bodenoberfläche." Die oberirdischen Organe werden gestaucht und verkürzt, öfters ganz unterdrückt, während die unterirdischen Teile, besonders die Wurzeln, zu beträchtlicher Länge heranwachsen, die in eigentümlichem Gegensatz zum winzigen Ausmaß der Laubsprosse steht. Ausnahmen bilden einige Sträucher mit niederliegenden, gewundenen Stämmen und Zweigen, wie Polylepis aus der Rosazeenfamilie, dann die merkwürdige gigantische Bromeliazee Pourretia, die baumartig bis 10 m hoch wird.

Die verbreitetste und artenreichste Formation der peruanischen Hochanden ist die Punamatte, die Matte der Polster- und Rosettenpflanzen auf mehr ebenem Gelände mit reichlich Erde zwischen dem Gestein. Besonders in hohen Lagen ist die Bewachsung nur sehr licht, große Stellen des Bodens sind vegetationsfrei, an anderen drängen sich Polster- und Rosettenpflanzen dichter zusammen, und gerade an Polstern und Rasen siedeln sich neue Elemente an, die hier ein besseres Keimbett und Schutz für ihr erstes Wachstum finden. Den Blütenreichtum europäischer Alpenlandschaft sucht man vergeblich; kleine unscheinbare Blüten herrschen vor, und die größeren lebhafter gefärbten sind zu zerstreut, um das Gesamtbild zu beeinflussen.

Die Rosettenpflanzen bleiben öfters unverzweigt und lassen nur eine dichte Rosette über die Erde treten, über die sich die Blüten kaum erheben. Überhaupt herrschen Einzelblüten (oder Blütenköpfe, wie bei den Kompositen) oder armblütige Inflorescenzen (Blütenstände) vor. Die Polsterpflanzen entwickeln sich anfangs ähnlich, dann wird ihre Verzweigung immer reicher, zahlreiche rosettig oder dicht dachziegelig beblätterte Zweigenden schließen endlich zu einer lückenlosen, kompakten Masse zusammen, die sich halbkugelig oder kegelförmig über den Erdboden wölbt. Verlängern sich die Zweigenden etwas mehr, so entstehen dicht rasenförmige Gebilde, die sich über der Erde ausbreiten. Die Polsterbildner gehören verschiedenen Familien an, besonders bezeichnend für die Anden sind die Arten der Umbelliferengattung Azorella. In diesen starren, zwischen dem Gestein hervortretenden Polsterhügeln würde man nicht einen Vertreter der Doldenblütler vermuten, wenn nicht die Blüten die Merkmale der Familie festhielten; die kleinen Blüten stehen in kurzen, im Polster versteckten Dolden, deren Blütenzahl beschränkt ist; der unterständige Fruchtknoten entwickelt die beiden typischen Teilfrüchte der Umbelliferen. Die kleinen Blätter sind lederig, derb, einfach oder geteilt. Ganz anders ist die Beblätterung bei den Arten der Karyophyllazeengattung Pycnophyllum; es sind dies dicht rasig wachsende Kräuter mit kriechenden Stengeln, deren Zweige außerordentlich dicht von schuppenförmigen Blättern besetzt sind. Diese sind trockenhäutig und weißlich, das grüne Assimilationsgewebe ist auf eine kleine zentrale Partie beschränkt. In der Tracht der Zweiglein und Blätter gleichen diese Pflanzen den Moosen und sind auch mit ihnen biologisch zu vergleichen, indem sie leicht eintrocknen, aber auch leicht Wasser aufnehmen. Weberbauer wies für eine ganze Anzahl hochandiner Pflanzen nach, daß sie befähigt sind, mit den Blättern die Tätigkeit der Wurzeln teilweis zu ersetzen, d. h. Wasser aufzunehmen. Das hat für die Pflanze den Vorteil, daß die ungenügende Wasserzufuhr aus dem Boden ergänzt werden kann, wenn die Fähigkeit der Wurzeln infolge zu großer Kälte im Boden erlahmt. Der Boden ist dann trotz der Feuchtigkeit, die er enthält, „physiologisch trocken", d. h. für die Pflanze so gut wie trocken, da sie eben das Wasser nicht ausnützen kann.

Unter den dicht polsterförmig wachsenden Gräsern der Hochanden sind eigentümliche Gattungen vertreten, wie Aciachne mit der einzigen Art A. pulvinata, deren kurz und starr beblätterte Zweiglein außerordentlich dicht zusammenschließen; aus dem Rasen erheben sich kaum die kleinen Früchtchen, deren Spelze in einen kurzen Dorn verlängert ist. Es ist eine lästige Pflanze, deren Dornspelze sich in den Fuß der Lasttiere einbohrt, die so die Frucht verbreiten. Dann Anthochloa lepidula, das

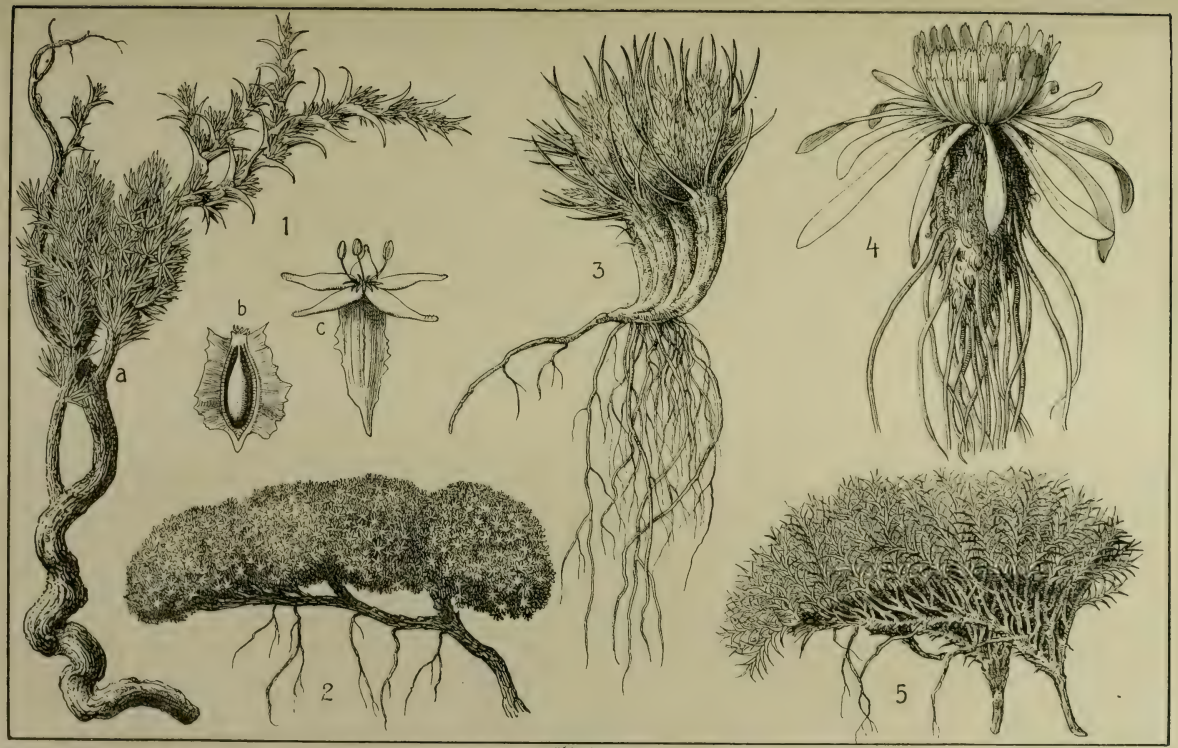


Abb. 51.

Charakterpflanzen der Hochanden: 1. Tetraglochin strictum (Rosaceae), ein sparriges, dorniges Sträuchlein, b Frucht, c Blüte; 2. Ein Polster von Azorella multifida (Umbelliferae); 3. Anthochloa lepidula (Gramineae); 4. Werneria nubigena (Compositae); dem dicken Wurzelstock sitzen die Blattrosette und das Einzelköpfchen unmittelbar auf; 5. Aciachne pulvinata (Gramineae).

(Nach Weberbauer: Die Pflanzenwelt der peruanischen Anden. 1911. [Die Vegetation der Erde XII.] Zeichnung von R. Oeffinger.)

niedrige „Blütengras", dessen breite Deckspelzen silberweiß sind, so daß die kurze Rispe ein blütenähnliches Ansehen gewinnt.

Auch die Kakteen, die uns sonst als Säulen- oder Kugelformen oder als blattartig verbreiterte Stämme entgegentreten, gehen in den Hochanden zur Polsterform über, besonders Arten der Gattung Opuntia. So wächst auf den hohen Randplateaus des Titicacahochlandes Opuntia lagopus in Form von hochgewölbten, dicht filzigen Polstern.

Neben der Formation der Polster- und Rosettenpflanzen nimmt in der Puna-Region die „Büschelgrasformation" weite Flächen ein, besonders an Abhängen von erdiger bis erdig-steiniger Beschaffenheit. Sie wird durch die halbmeterhohen Gräser charakterisiert, die in einzelnen dichten Büscheln oder Horsten getrennt von einander wachsen. Die Arten, von den Peruanern allgemein „ichu" genannt, gehören besonders zu den auch altweltlichen Gattungen Festuca und Calamagrostis. Besonders die letztere hat hier in der Sektion Deyeuxia eine überaus reiche Entwicklung gefunden.

Spärlicher ist die Vegetation auf Steinfeldern und an Felsen mit mangelnder Erdbildung. Flechten sind hier nicht selten, so wieder das uns schon bekannte Rhizocarpon geographicum; dann kommen auch einige stammbildende Holzpflanzen vor, wie Kompositen aus der Gattung Senecio oder Chuquiragua, letztere mit dornförmigen Blättern bewehrt. An nacktem Gestein geht die Vegetation im allgemeinen höher hinauf als auf erdiger Unterlage, da hier der Boden dauernd zu kalt bleibt, während sich Felsen leichter erwärmen.

Die Gegensätze der Jahreszeiten sind im Süden Perus stärker ausgeprägt als im Norden; vom Dezember bis März ist im allgemeinen die feuchtere Periode, und in diese Monate fällt auch die hauptsächliche Blütezeit. Doch ist in der übrigen Zeit keine völlige Vegetationsruhe; die Polster halten die wenige Feuchtigkeit, die ihnen zukommt, fest und nutzen sie vollkommen aus. Die Form der Niederschläge ist vornehmlich Graupel und Schnee oder mit Schnee vermischter Regen; über 4400 m kommen reine Regen nur noch selten vor.

Die Flora der hochandinen Puna in Peru geht nach unten zu allmählich in die der zentralperuanischen Sierraregion über; der floristische Zusammenhang bleibt deutlich in einer Reihe von Typen erkennbar, während andrerseits jede Region auch vieles besitzt, was ihr eigentümlich ist. Völlig verschieden dagegen zeigt sich die Vegetation der Ostseite in der Ceja-region, die schon früher kurz erwähnt wurde. In ihrem unteren Teil ist die Sierraregion, die den größten Teil der westlichen Andenhänge und des interandinen, d. h. zwischen dem östlichen und westlichen Gebirgsrand gelegenen Abschnittes der Anden umfaßt, sehr trocken und nähert sich teilweise wüstenähnlichem Charakter, in den oberen Lagen aber, besonders 3000 m bis zur Puna-Region, mehren sich die Niederschläge, und es herrscht Grassteppe mit eingestreuten Sträuchern. Die Periodizität ist ziemlich ausgeprägt, in der Trockenzeit wird das Laub der Sträucher dürr und die Grasbüschel vertrocknen, aber extrem xerophil ist die Formation nicht. Berberitzen und Rosazeen, Kolletien aus der Rhamnazeenfamilie, Verbenazeen, Labiaten und Kompositen stellen die Sträucher und Halbsträucher. Wo Wasserläufe im interandinen Gebiet in Schluchten herabeilen, sammelt sich die Vegetation häufig in Gebüschen, denen einige knorrige Bäume, wie Buddleia incana, eine Loganiazee, und

Alnus jorullensis beigemischt sind; Polylepis-Arten aus der Rosazeenfamilie, Ribes und Berberitzen sind hier häufig. In dichten Mengen bedecken epiphytische Tillandsien die Bäume.

Zur zentralperuanischen Sierraregion gehört schließlich noch der nördliche Teil des Titicacabeckens, d. h. der Boden dieses Beckens und die untere Region der es umrahmenden Berge. Die Grassteppe in dichterer oder mehr lockerer Bewachsung überzieht das Gelände, kleine Sträucher sind nur spärlich vertreten; eine ausgeprägte Trockenzeit ändert jeweilig das Bild der Landschaft. Nur wenige Kulturgewächse von kurzlebiger Vegetationsdauer können noch geerntet werden. Vom Titicacabecken im Norden ausgehend erstreckt sich nun durch Bolivien nach Argentinien und Nordchile jene gewaltige Hochebene, die von Gebirgszügen umrahmt und durchbrochen wird, so daß mehrere abgeschlossene abflußlose Becken entstehen. Im südlichen Bolivien umfaßt das Bergland mit einer Anzahl von Gebirgszügen, die etwa von Norden nach Süden streichen, eine Breite von 900 km; die Hochebenen zwischen den Gebirgen liegen in einer Höhe von 3500—3700 m; über sie erheben sich die Gebirge um 1000—1500 m. In Argentinien steigen Berge wie der Nevado de Chañi über 6000 m an; in ihren höchsten Erhebungen nur tragen sie ewigen Schnee, da die Schneegrenze wegen der Trockenheit der Luft sehr hoch gerückt ist. Die Hochebenen führen den Namen „Puna". Es ist dies ein einigermaßen zweifelhafter pflanzengeographischer Begriff. Wir sahen oben, in welchem Sinne ihn Weberbauer in Peru verstand; K. Fiebrig sagt: „Nach meinen Erfahrungen scheint man in Bolivien nicht nur die dort in ca. 3500—3800 m Höhe gelegenen Hochebenen als Puna zu bezeichnen, sondern die Gesamthöhenregion auf und oberhalb der Hochebene". G. E. Fries gebraucht ähnlich den Ausdruck für eine ausgedehnte alpine und sterile, von höheren Gebirgsketten begrenzten Hochebene. Immer ist die Vegetation alpin und charakteristisch ist das trockene Klima, während für die feuchteren Hochebenen der nördlichen tropischen Anden die Bezeichnung „Paramos" gilt. Die Regenmenge in der Puna beträgt nur ca. 200—300 mm und sie verteilt sich auf eine feuchtere Zeit von Oktober bis Mai und eine ausgesprochene Trockenzeit von Juni bis September, durch die die Vegetation stark xerophil gestaltet wird. Die trockene Periode ist zugleich die kältere; das ganze Jahr hindurch aber können in der Punaebene Nachtfröste eintreten, wie überhaupt der Gegensatz von Tages- und Nachtemperatur erheblich ist. Von besonderer Bedeutung für die Vegetation sind ferner die außerordentlich starken, oft orkanartigen Winde, die den Sandstaub über die Ebene hintreiben. Die Gestaltung der Bodenverhältnisse zeigt überall die Wirkung der Eiszeit.

Die ebene Puna ist oft in gewaltiger Ausdehnung eine eintönig gleichmäßige Sandfläche, über die hohe Windhosen hineilen. Auch die sanften Berghänge hinauf ziehen sich Sandfelder oder große Schutthalden, von größeren und kleineren Steinen oder Kies bedeckt. Schon früher wurde darauf hingewiesen, daß salzreiche Gelände vorkommen, öfters von Salz erfüllte Becken, am mächtigsten entwickelt in den Salinas grandes der argentinischen Hochebene, die eine mehrere Quadratmeilen sich erstreckende, dicke weiße Salzkruste darstellen, einem zugefrorenen mit Reif bedeckten See gleichend. Der Charakter ihrer Vegetation wurde bei der Betrachtung der Halophyten gestreift. Den klimatischen Bedingungen und den Bodenverhältnissen entsprechend sind die

alpinen Züge der Vegetation seltsam mit xerophilen Eigentümlichkeiten gemischt. Charakteristisch sind besonders Zwergsträucher und Polster- und Rosettenpflanzen. Die Formation der Zwergsträucher, die Strauchsteppe, beherrscht besonders die sandigen Ebenen. Nur locker sind sie verstreut, überall lassen sie den Sandboden hervortreten; in der Trockenzeit verlieren viele von ihnen das Laub. Mit ihnen vergesellschaftet sind Büschelgräser mit harten, schmal zusammengerollten Blättern und annuelle Pflanzen verschiedener Familien, die in der feuchten Periode ihren Lebenszyklus vollenden.

Abb. 52.
Landschaft in Nord-Argentinien bei Ojo de Agua, 3000 m ü. M. mit einer säulenförmigen, 5–8 m hohen Cereus-Art und einer polsterartig wachsenden Opuntia (im Vordergrund). (Aufnahme von R. E. Fries.)

Knorrige Gewächse sind diese kleinen Sträucher, unregelmäßig dicht verzweigt, mit schmalen Blättern, die häufig auch zu Dornen reduziert sind; „wie werden sie bei diesem ewigen Kampf ums Dasein gebückt und verrunzelt, was für sonderbaren, ‚greisenhaften' Formen begegnet man bei diesen Punazwergsträuchern." Tetraglochin, eine dornige Rosazee, ist eine der auffallendsten, dann kommen Verbenazeen vor oder besonders zahlreich Kompositen, mit Blütenköpfchen reich bedeckt, wie Baccharis u. a. Neben Bewehrung mit Dornen oder dichter Haarbekleidung zeigt sich besonders häufig die Eigenschaft, daß Drüsen an den grünen Teilen harzartige Stoffe absondern, die eine klebrige Schicht bilden. Der dadurch verursachte aromatische Duft ist äußerst bezeichnend.

Auf steinigen Berghängen kommen Kakteen mannigfacher Form hinzu, diese für alle trockenen Gegenden Amerikas so charakteristischen Gewächse. Wir verbinden mit ihrem Vorkommen gewöhnlich die Vorstellung eines heißen Klimas; hier können sie selbst ziemlich starken Frösten ohne Einbuße trotzen und scheuen nicht die freien, den Winden besonders ausgesetzten Bergrücken. Schon früher wurde auf die mächtige Entwicklung der Säulenkakteen (Cereus) hingewiesen; andere Arten (Opuntien) nähern sich dicht gesellig wachsend dem Polsterwuchs.

Polster- und Rosettenpflanzen gehen an den Berghängen über die Kakteenregion hinaus, wiederum finden wir hier Azorella-Arten, dann Pycnophyllum, sowie Arten verschiedener Familien, die Polsterwuchs zeigen oder sich dieser Vegetationsform annähern. Die starke Entwicklung unterirdischer Organe im Gegensatz zu den über die Erde tretenden Sprossen ist überall bemerkenswert.

Über die Grenze der Blütenpflanzen hinaus, deren höchste Standorte schon erwähnt wurden, finden sich noch Flechten. Eine Flechtenwüste nennt Fries den Gipfel des Nevado de Chañi, an dem einige Arten auch noch auf Felsblöcken wachsen, die im Gebiete des ewigen Schnees aus diesem hervorragen; noch oben auf der 6100 m hohen Spitze des Berges ist Raum für diese anspruchslosesten aller Gewächse.

Ausgeprägte Polsterbildung finden wir dann in den Alpen Neuseelands wieder, „jene bis 1 m getürmten Kompositenpolster, die sich als ‚Schafpflanzen' bald einer gewissen Berühmtheit erfreuten. Die große rundliche Wollmasse dieser Pflanzen (Raoulia mamillaris, eximia, rubra, bryoides; Haastia 4 Spezies) verdankt ihre Tierähnlichkeit denkbar geringster Oberflächenentfaltung; lückenlos pressen sich bei der extremsten Form (Haastia pulvinaris) die blattumgebenen Zweige aneinander, so fest, daß man den Finger nicht hineinstecken kann, wie Sinclair, ihr Entdecker, in gerechtem Erstaunen berichtet" (Diels). Umgibt hier dichter Haarfilz die Blätter, so haben die Polster der Azorella-Form ohne Haarkleid dicke, lederige Blätter zum Schutze gegen Verdunstung. Der Standort bedingt wieder den Polsterwuchs: Über die Schutthalden der neuseeländischen Alpen fegen furchtbare Stürme; eine Schneedecke begräbt sie mindestens zwei Monate während des Winters, im Sommer erhitzen sich die Steine an der Sonne dermaßen, daß man sie kaum anfassen kann; aber selbst dann sind Nachtfröste nicht unbekannt. So ist uns der Polsterwuchs in den Wüsten und den hohen Gebirgen der ganzen Erde begegnet; Angehörige der verschiedensten Familien nähern sich einander habituell in der Ausbildung dieser extremen Anpassungsform. Hierbei seien dann noch die Riesenpolster erwähnt, die Azorella selago auf den sturmumwehten antarktischen Inseln (Kerguelen) ausbildet, Polster, deren Alter auf viele Jahrzehnte zu schätzen ist. Starke Winde besonders, neben anderen austrocknenden Faktoren, schaffen überall den Typus der Polstergewächse.

Die Betrachtung der Hochgebirgsfloren aus verschiedenen Teilen der Erde ließ uns die mannigfachsten Übereinstimmungen in der Ausbildung ihrer Kinder erkennen. Das ist uns ein Zeichen dafür, daß in der Pflanze selbst die Kräfte sich regen, die sie befähigen, unter Benutzung aller gegebenen Vorteile und im Kampf mit aller Ungunst von Klima und Boden auf das vollkommenste sich dem gegebenen Standort anzupassen.

G. Die Flora der Arktis.

Schon vorher wurde von uns erwähnt, daß mancherlei Übereinstimmung zwischen der Flora der Hochgebirge und der Arktis herrscht. In überraschend ähnlicher Weise stuft sich das Pflanzenleben ab beim Aufsteigen ins Gebirge bis zu den letzten Lebensmöglichkeiten noch über der Grenze des ewigen Schnees und beim Vordringen nach Norden bis zu den Eis- und Schneewüsten, die sich um den Pol zusammenballen. Besonders charakteristisch ist die Baumgrenze; der Wald, im Norden von Fichten und Birken gebildet, schiebt seine letzten Vorposten in zerrissenen und zerzausten Bäumen

vor; dann ist es mit den stammbildenden Formen zu Ende, niedrige Holzgewächse kriechen dicht am Boden, öde Tundren, mit Moos und Flechten bedeckt, dehnen ihre unendlichen Flächen aus, an Felsen und Geröll gelangen Polster- und Rosettenpflanzen in kurzer Vegetationszeit zu farbenschöner Frühlingsblüte.

Nicht wenige Arten der europäischen Hochgebirge kehren auch nach Überspringung der Ebene mit gemäßigtem Klima im Norden wieder, niedrige Weiden, Steinbrech- und Draba-Arten, Dryas octopetala, Loiseleuria procumbens u. a. Aber auch mancher recht charakteristische floristische Unterschied gegenüber den Gebirgsfloren tritt hervor; einige Gattungen sind rein arktisch, im Gebiet endemisch, von anderen weiter verbreiteten kommen besondere Arten vor, die dazu beitragen, dem Floren-Habitus seine Besonderheit zu verleihen. An erster Stelle zu erwähnen sind einige Halbsträuchlein aus der Erikazeengruppe; die Rhododendren der Alpen fehlen, hiefür tritt Rhododendron (oder Osmothamnus) lapponicum auf, dann Phyllodoce taxifolia, ein zierliches Sträuchlein mit schmalen Blättern und glockigen, nickenden Blüten, weit im Norden verbreitet und sonst nur auf den Pyrenäen zu finden; an die Erikazeen selbst nahe anzuschließen ist die kleine Familie der Diapensiazeen, deren Hauptvertreter, Diapensia lapponica, ein zierlich rasenförmiger Halbstrauch, nur in der Arktis weit verbreitet ist; unter den Primulazeen finden wir die niedrig polsterförmig wachsende Douglasia im arktischen Nordamerika, dann unter den Gräsern die eigentümliche Agrostidee Phippsia algida, die einzige Vertreterin ihrer Gattung, ein Zwerggras mit schmaler kurzer Rispe und nur einem Staubblatt, wiederum von weiter Verbreitung in der Arktis, ebenso wie die Festuzee Pleuropogon Sabini. Es wurde schon bei der Betrachtung der Gebirgsfloren darauf hingewiesen, daß ihre Beziehungen zur Flora der Arktis in einem besonderen Kapitel behandelt werden sollen.

Die große Gleichartigkeit der Bedingungen, unter denen die arktische Flora der verschiedenen Erdteile lebt, bringt es mit sich, daß ein großer Teil ihrer Komponenten ein sehr weites Areal bewohnt, gegen 100 Arten sind „zirkumpolar" verbreitet, rings um den Pol in den kalten Gebieten der alten und neuen Welt. Doch sind auch die Verschiedenheiten der einzelnen Gebiete, was floristische Zusammensetzung und Reichhaltigkeit der Flora angeht, nicht zu verkennen, besonders zwischen dem arktischen Nordamerika einerseits und Nordasien und -Europa andrerseits.

Der Reichtum an höheren Pflanzen ist in den einzelnen Landstrichen nicht so gering, als man nach den ungünstigen Bedingungen voraussetzen sollte: auf Nowaja Semlja leben ca. 200 Blütenpflanzen und Gefäßkryptogamen, von Spitzbergen führt Nathorst 122 Arten an und Grönland beherbergt nach Warming gegen 400 Gefäßpflanzen.

Die Vegetation der Arktis beginnt nördlich der Baumgrenze, die die ganz natürliche Grenze darstellt; mit ihr fällt auch ungefähr die Grenze des Ackerbaues zusammen. „Auch da, wo der Sommer der arktischen Flora am längsten dauert, läßt das Klima nicht einmal den Anbau von Gerste zu. Selbst der Isländer muß sich mit Viehzucht und mit dem, was das Meer ihm bietet, begnügen; kaum, daß er einiges Gemüse sich verschaffen kann." (Grisebach).

Die Ursachen der Baumgrenze hat Kihlmann in Russisch-Lappland studiert; hier grenzt sich die baumlose Tundra des nördlichen Teiles meist scharf gegen das Ge-

biet des Waldes im Süden ab, der aus Fichte, Kiefer und Birke zusammengesetzt ist; nur in Talsenkungen und geschützten Orten unterbrechen noch Inseln von Birken- und Weidengebüsch die Flächen der Tundra. Nicht die Temperaturverhältnisse sind es im wesentlichen, also die Kürze der Vegetationsperiode und die abnehmende Sommerwärme, die ein weiteres Vordringen des Waldes unmöglich machen, sondern der Forscher sieht die Hauptursache in der austrocknenden Wirkung der starken Winde.

Die jungen Triebe werden monatelang ununterbrochen ausgetrocknet zu einer Jahreszeit, in der jede Ersetzung des verdunsteten Wassers unmöglich ist. Daneben spielt die mechanische Gewalt des Windes durch Zerbrechen und Zerstören der Bäume nur eine geringe Rolle. Fichte und Wacholder sowie Birken bilden häufig gestrüppartige tischartig flache Formen aus, die dadurch entstehen, daß alle Zweige, die aus der schützenden auf dem Gestrüpp ruhenden Schneedecke hervorbrechen, regelmäßig abgetötet werden. Sie vertrocknen freistehend im Winde. Wirkt hier der Schnee als Schutz, so kann er andrerseits in allzugroßer Masse auf der Krone lange lastend den Baum niederdrücken und in seiner Gestalt verzerren.

Die arktische Vegetation nun, die über die Baumgrenze hinaus einsetzt, ist in ihrem nördlichen Vordringen nur durch dauernde Bedeckung des Bodens mit Schnee und Eis behindert. In die höchsten Regionen hinauf finden sich an schneefreien Stellen besonders an den Küstenstrichen freudig blühende Phanerogamen. So fand die Britische Polar-Expedition 1875/1876 an der Discovery-Bay bei 81° 42′ im Umkreis von 15 englischen Meilen des Winterquatieres 66 Blütenpflanzen, 1 Farnkraut und 2 Equiseten; am Kap Joseph Henry bei 82° 50′ wurden noch 9 Blütenpflanzen gesammelt, darunter Salix arctica, Papaver nudicaule, Draba alpina und Saxifraga oppositifolia. Letztere ist die am weitesten nach Norden gehende Pflanze. Die Vegetation der Parryinseln, deren Mitteltemperatur etwas über — 17° C. beträgt, ist noch reichlich genug, um große Säugetiere, wie Moschusochse und Renntier, zu veranlassen, diese Weidegründe aufzusuchen.

Die Höhengrenzen, bis zu denen Blütenpflanzen in der Arktis vordringen, sind schwer zu bestimmen und haben nicht die Wichtigkeit wie in den Hochgebirgen, da sie sehr von örtlichen Verhältnissen, von der Exposition usw. beeinflußt werden. Die Grenze des ewigen Schnees kann im selben Gebiet an einigen Stellen bis in die Nähe des Meeres vordringen, an anderen, wo die Sonnenstrahlen voll die Hänge treffen, weit in die Höhe der Berge hinaufgerückt werden. Auf Grönland geht Papaver nudicaule bis zu 1600 m Höhe, eine Reihe anderer Gewächse (Draba alpina, Cardamine bellidifolia ꝛc.) bis zu 1300—1400 m Höhe. Die vorgenannte englische Expedition fand in ähnlicher Weise, daß an der Discovery-Bay die Papaver-Art mit Draba alpina und Saxifraga oppositifolia am höchsten aufstieg, bis zu 600—700 m über dem Meere.

Die Armut der Vegetation in den arktischen Gebieten und die Eigentümlichkeiten ihrer Ausbildung sind durch die Ungunst der klimatischen Verhältnisse bedingt. Die Vegetationszeit, die den Gewächsen zur Verfügung steht, beträgt in echt arktischen Gebieten, wie Novaja Semlja nur 2—2½ Monate bei einer Sommerwärme bis ungefähr 7,5°. Eine außerordentliche Kälte herrscht über den langen Winter hin. Der Winter setzt plötzlich ein und läßt die noch lebenstätigen Organe in schnellem Kälte-

tod erstarren, so daß die Vernichtung ähnlich der durch einen unerwarteten Nachtfrost in südlichen Gegenden erscheint. Ebenso plötzlich setzt die Frühlingsblüte nach der Schneeschmelze ein, wenn der Boden oberflächlich aufgetaut ist. Zum Vorteil gereicht der Vegetation die lange Beleuchtung während der Wachstumszeit. Mit wachsender Breite nimmt die Zahl der Tage zu, an denen die Sonne dauernd über dem Horizont bleibt und die Pflanzen bei ununterbrochen wirksamem Licht zu assimilieren vermögen. Das direkte Sonnenlicht spielt wegen der Erwärmung des Bodens in den arktischen Breiten eine viel wichtigere Rolle für die Verbreitung der Pflanzen als in den südlicheren Gegenden; der Sonne ausgesetzte Hänge, an denen das Licht auch unter weniger schiefem Winkel einfällt, sind wegen der größeren Erwärmung des Bodens für die Pflanzenwelt am günstigsten. Der Temperaturunterschied zwischen der Luft und den direkt bestrahlten Gegenständen ist sehr beträchtlich. Auffallend ist die Trockenheit der Luft, besonders im Winter; sie bewirkt mit den starken Stürmen zusammen, daß nur sehr widerstandsfähige Gewächse zu existieren vermögen. Einen Schutz gegen Austrocknung gewährt die Schneedecke, die aber sehr ungleichmäßig verteilt ist. Der lockere Schnee wird durch die Stürme des Winters von geneigten Ebenen, Hängen und Kuppen fortgefegt; an solchen Stellen vermögen nur wenige Gewächse den Winter zu überdauern.

Wir sahen schon, daß in den arktischen Breiten den klimatischen Verhältnissen entsprechend für höhere Holzgewächse kein Raum ist. Dichte Gebüsche von Zwergbirken oder niedrigen Polarweiden mögen wohl 1 m Höhe erreichen, auch in hohem Alter nur mit daumstarken Stämmen; meist wachsen sie polsterartig dicht und erheben sich nur wenige Zoll über dem Boden (Salix polaris usw.). Von Kryptogamen sind in der Arktis bevorzugte Formen die erdbewohnenden Flechten und Laubmoose, während Farne und ihre Verwandten fast ganz fehlen. Moose und Flechten bilden die Hauptvegetation der Tundren, jener unermeßlichen offenen, öden und traurigen Flächen der Arktis der alten und neuen Welt. Auf trockenem Boden, wo das feste Gestein nahe an die Oberfläche herantritt, herrschen die Flechten, deren bekannteste die winzigen Sträuchern ähnlich wachsenden Renntierflechten, Cladonia rangiferina und einige verwandte Arten, sowie Cetraria islandica, das „Isländische Moos", sind. Bei dichtem Wachstum verleihen sie dem Boden einen eigentümlichen braunen oder gelblichweißen Farbenton. Nur wenige andere Gewächse, Stauden und Zwergsträucher, wie Loiseleuria und Betula nana mischen sich in die typischen Flechtentundren ein, die ihre weiteste Verbreitung im arktischen Nordamerika und Skandinavien haben. Den zweiten Typus der Tundren stellen die Moostundren dar, die besonders im arktischen Sibirien vorherrschen. Sie bevorzugen einen lockeren Boden mit größerer Feuchtigkeit. Die wichtigste Gattung ist Polytrichum, deren Arten hohe Moose mit dichtgestellten Stengeln sind; sie halten in ihren dicken Rasen Feuchtigkeit. Bei dauernder großer Nässe stellen sich Sphagnum-Arten ein und bilden Formationen, die den von uns früher beschriebenen Heidemooren ähnlich sind.

Gegen die Tundren treten Wiesen und saure Wiesen, die besonders an Flüssen und Seen entwickelt sind, durchaus zurück. Die Anzahl der Zyperazeen, besonders aus der Gattung Carex, ist dabei in der Arktis nicht gering.

Das anmutigste Landschaftsbild gewähren im hohen Norden die Felsenfluren an besonnten Abhängen, wo die Stauden, über den Boden locker zerstreut, vorherr-

schen. Viel Ähnlichkeit mit den entsprechenden Pflanzengenossenschaften der Alpen ist vorhanden. Die Stauden sind von niederem Wuchse, ihre kleinen Blätter drängen sich in dichte Rosetten und Polster zusammen; die Hauptentwickelung der Stammesorgane ist unterirdisch. Die Blüten sind im Verhältnis zum Wuchse der Pflanzen groß und leuchten in den verschiedensten Farben. Schnell erfolgt ihre Entwicklung, wenn die Sonne endlich den Schnee vom erwärmten Abhang getilgt hat; in wenigen Tagen glänzen überall die bunten Blütensterne. Mit einem von kunstreicher Hand in der Eisregion angelegten Garten vergleicht ein Forscher des Nordens die Felsflur in ihrer Blütezeit. Die Gattungen der Hochgebirge sind auch in der Arktis zu Hause: Silene acaulis bildet bis metergroße Polster mit tausenden von Blüten übersät; Saxifraga oppositifolia und andere Arten zeigen den Schmuck ihrer roten oder weißen Blüten; Arten von Ranunculus und Draba, Eritrichium villosum mit leuchtend blauen Blüten, Polemonium humile mit großen Blüten, Papaver nudicaule mit blattlosem einblütigem Schaft und viele andere schließen sich an. Auch niedrig strauchige oder polsterförmige Holzgewächse sind hier vertreten, Weidenarten,

Abb. 53.
Arktische Flora in Schwedisch Lappland, bei Abisko, 500 m ü. M., besonders Dryas octopetala und Silene acaulis. (Aufnahme von E. Pritzel.)

die Zwergbirke, Empetrum, Rhododendron lapponicum, Phyllodoce, Dryas und andere.

An der Grenze des Todes kämpft diese Flora noch den Kampf um ihr kümmerliches Dasein. Wo aus der starrenden Eiswüste des Innern von Grönland sich Felsgipfel erheben, die für kurze Zeit im Jahre schneefrei werden, da finden wir eine Reihe ihrer Arten angesiedelt. „Zwischen den Moosen und Steinen gucken verschieden gefärbte Blumen hervor, oft zum Teil von neulich gefallenem Schnee bedeckt. Die meisten waren weiß (mehrere Saxifraga-Arten, Cerastium alpinum), eine dunkelblau (Campanula uniflora) und einige hatten frisch gelbe Kronblätter (z. B. Ranunculus pygmaeus und Potentilla nivea). Selbst ganz kleine Pflanzen, wie Silene acaulis, Saxifraga oppositifolia, Cassiope hypnoides, machten eine sehr malerische Wirkung durch ihre große Anzahl und strahlenden Blütenfarben." (Warming).

IV.

Bemerkungen zur Entstehung der Florenreiche.

Die Geschichte der Pflanzenwelt von ihren Anfängen an, die Ausgestaltung ihrer Organisation bis zu den heutigen Geschlechtern ist an anderer Stelle, in der Paläontologie, behandelt worden. Uns interessiert hier die Frage, wie sich die jetzigen Florenreiche herausgebildet haben, in welcher Weise sich die großen Pflanzengemeinschaften, die heute die Erde besiedeln, gegeneinander abgegrenzt haben. Mannigfache Wanderungen und Vermischungen alter Floren haben, besonders durch die Änderung des Klimas bedingt, stattgefunden, bis die Verteilung über die Erde erreicht war, die nun vor unseren Augen liegt.

Wenn wir ins frühere Tertiär zurückgehen, so war damals die Vegetation der heutigen schon durchaus ähnlich; die angiospermen Blütenpflanzen (die Bedecktsamigen) spielen schon die dominierende Rolle, die höheren Gefäßkryptogamen, die besonders in der Kohleperiode herrschten, waren in ihren baumförmigen Vertretern, wie Sigillarien und Lepidodendren, ausgestorben, und nur durchschnittlich kleinere Formen der Farne, Schachtelhalme und Bärlappgewächse gesellten sich den Blütenpflanzen zu.

Die fossilen Funde aus dem mittleren Tertiär an verschiedenen Stellen der Arktis, auf Grönland und Spitzbergen und weiter südlich in Europa haben über die damalige Flora überraschende Aufschlüsse gebracht. Es herrschte ein viel wärmeres Klima; rings um den Pol bis z. B. ins mittlere Europa herein lebte eine Flora, wie sie jetzt noch besonders in Ostasien und dem südlicheren Nordamerika erhalten ist. In Europa existieren heute die meisten dieser Gattungen und Artengruppen nicht mehr. So waren entwickelt Liriodendron (Tulpenbaum), Ailanthus, Storaxbäume (Liquidambar), Juglans (Walnuß), Eichen- und Ahornarten, Hainbuchen, Pappeln und Weiden, daneben viele Nadelhölzer besonders aus den Gruppen der Taxodieen und Kupressineen, ebenfalls den Formen verwandt, die heute in Ostasien und Nordamerika leben. Wir können annehmen, daß die Sträucher und Stauden denen entsprachen,

auch heute in der Gesellschaft der Bäume vorkommen. Nach Süden zu mischten sich die allmählich wärmeliebende Formen ein, und am Südfuße der Alpen lebte eine fast tropische Flora mit Palmen, Dracaena, Laurus (Lorbeer), Punica (Granatapfel) usw.

Die um den Pol verbreitete „arktotertiäre" Flora läßt es verständlich erscheinen, daß eine so große Übereinstimmung in den Gattungen und auch Arten in der Flora der nördlichen gemäßigten Gebiete herrscht. Bei der eintretenden Abkühlung wurde die Flora allmählich nach Süden gedrängt und verlor in den einzelnen Ländern ihren Zusammenhang, indem die Wanderstraßen nicht mehr passierbar waren; so konnte dann und kann heute nicht mehr ein Austausch der ostasiatischen Flora mit der von Nordamerika im Norden erfolgen. Die vielen Beziehungen aber der Flora besonders des südöstlichen Nordamerikas und der von Ostasien erhellen aus dem nunmehr gestörten Zusammenhang der tertiären Florengebiete; beiden Ländern sind Gattungen wie Liriodendron (Tulpenbaum), Calycanthus, Hamamelis gemeinsam, dann die Taxacee Torreya mit zwei Arten in Ostasien und zwei in Nordamerika, und viele andere. Besonders reich ist die arktotertiäre Flora in den Gebirgen von Zentralchina, die erst neuerdings der botanischen Wissenschaft erschlossen wurden, erhalten geblieben; viele Gattungen sind dort formenreich, die nach Europa nur mit einzelnen Arten ausstrahlen.

Im Tertiär erfolgte die Hebung der gewaltigen Gebirgszüge der nördlichen Hemisphäre, besonders der Alpen und der zentralasiatischen Gebirge. Sie wurden allmählich von der Flora besiedelt, die an ihrem Fuße lebt. Eine Auswahl von Gattungen war befähigt, subalpine und alpine Arten zu bilden, und so sehen wir denn in allen Gebirgen Primula, Saxifraga, Gentiana formenreich entwickelt. Aber die Gattungen des arktotertiären Elementes verhielten sich hierin nicht überall gleich; Delphinium und Aconitum (Rittersporn und Eisenhut) z. B. haben keine Hochgebirgsarten in den Alpen hervorgebracht, wohl aber in den asiatischen Gebirgen; im Himalaya steigen Delphinium-Arten bis 5000 m an. So entwickelte im Tertiär jedes Hochgebirge seine autochthone Flora mit besonderen Artengruppen der Gebirgsgattungen; wären sie in ungestörter Entwicklung geblieben, Inseln vergleichbar, durch die Flachländer unüberbrückbar getrennt, so wären sie noch heute in ihren Arten und Artengruppen scharf geschieden. Doch sahen wir schon bei der Betrachtung der Hochgebirgsfloren, daß viele Arten der Alpen in anderen Gebirgen, sowie auch in der Arktis wiederkehren. Es muß also eine Zeit gegeben haben, in der zwischen den Gebirgsfloren ein Austausch stattfinden konnte, in der die Wege zwischen ihnen für alpine Typen gangbar waren. Dies geschah zur Eiszeit, die auf das Tertiär folgte. In ihr erlebte die Flora der nördlichen gemäßigten Zone die gewaltigste Umwälzung, die ihre heutige Zusammensetzung bedingt. Die Vergletscherung nahm einen großen Umfang an. Die Zentralalpen und Nordalpen waren von Firnfeldern und Gletschern bedeckt, die sich noch weit in die Ebene erstreckten, ebenso ein Teil der Südalpen; in den Ostalpen war die Vergletscherung geringer. Auch in den Pyrenäen, in den Karpathen, im Kaukasus und im Himalaya übte die Eiszeit ihren Einfluß. Gleichzeitig drang von Norden das Eis vor, das schließlich in Deutschland z. B. die ganze Tiefebene bis zu den Mittelgebirgen bedeckte; in Rußland und Nordamerika läßt sich eine dauernde

Eis- und Schneedecke bis zum 50.° nachweisen. A. Penk faßt die Wirkung der Eiszeit für Europa kurz und klar zusammen: „Die Entwickelung Europas seit der Tertiärperiode steht unter dem Zeichen des Eiszeitalters, während dessen die Gletscher der Alpen sich bis aus dem Gebirge heraus, die der Pyrenäen sich bis an dessen Fuß erstreckten, zahlreiche Mittelgebirge Firnkappen und kleine Eisströme trugen und sich über den Norden Europas ein gewaltiges Inlandeis breitete.“ Auf die Eiszeit folgte eine wärmere Periode, die Interglazialzeit, dann nochmals ein Vordringen des Eises, bei dem sich die Erscheinungen der ersten Glazialperiode wiederholten.

Die hereindringende erste Eiszeit vernichtete zum Teil die arktotertiäre Flora der Ebene. Die Floren der Gebirge wurden in die Ebene getrieben und konnten sich untereinander vermischen wie auch mit den kälteliebenden Typen der Arktis, die vor dem Eisstrom nach Süden wichen. Im schmalen Gebiete zwischen den Alpen und der nordischen Eisdecke konnte überhaupt nur eine im heutigen Sinne arktische und eine alpine Flora sich erhalten. So entstand die glaziale Mischflora, von der wiederum die Besiedelung der Gebirge beim Zurückweichen des Eises ausging. Die Eiszeit bedeutet für die Pflanzenwelt der nördlich gemäßigten Zone eine Zeit weiter Wanderungen der Pflanzen von den Pyrenäen bis zu den Gebirgen Zentralasiens, von dort zur Südgrenze des nordischen Eismantels, von der Arktis zu den Alpen und umgekehrt. So ist die heutige Flora der Alpen zu verstehen als eine Mischflora, in der neben dem autochthonen, im Tertiär entstandenen Element andere Elemente glazialer Herkunft vertreten sind. Zweifellos haben an günstigen Stellen der südwestlichen Alpen sowie in den weniger vergletscherten Ostalpen eine Zahl von Arten die Eiszeit im Gebirge selbst überdauern können. Nach dem Abschmelzen des Eises wanderte die zur Glazialzeit verdrängte Flora wieder im Gebirge empor und zwar mit der ursprünglichen Alpenflora jene Arten, die zur Eiszeit ihren Weg an den Fuß der Alpen gefunden hatten. Nach der heutigen Zusammensetzung der alpinen Flora ist es nicht leicht zu sagen, welche Art zum ursprünglich alpinen Element, welche zum arktischen oder altaischen Element gehört. Sehen wir eine Gattung in den Alpen nur mit einer oder wenigen Arten vertreten, dagegen in anderen Gebirgen reich entwickelt, so werden wir leicht geneigt sein anzunehmen, daß die alpine Art von dorther stammt, doch braucht dies nicht immer der Fall zu sein. Die eine Art in den Alpen kann als konservativer Endemismus allein von einer reicheren Formengruppe übrig geblieben sein, die Formenfülle in anderen Gebieten kann jüngeren Datums sein, einer neueren Entwicklung ihr Dasein verdanken. Da ist eine sehr sorgfältige und kritische Untersuchung der Verbreitung der Gruppen am Platze.

Christ, später Brockmann-Jerosch haben die Verbreitung der 420 Arten schweizer alpiner Pflanzen untersucht. Nur 15,4 % sind den Alpen eigentümlich (Alpenelement), wie Androsace helvetica, Primula glutinosa, Campanula excisa, Artemisia glacialis, andere wiederum, eine große Zahl, finden sich von den Pyrenäen bis zum Kaukasus, aber nicht im Norden und in Asien, unter ihnen die bekanntesten Alpenpflanzen, Arten von Saxifraga, Gentiana, Androsace usw.; dann sind eine Anzahl Arten nur der Arktis und den Alpen angehörig, wie Silene acaulis, Arabis alpina, Saxifraga aizoides, eine größere Zahl ist zugleich zirkumpolar verbreitet und auch im Altai zu finden, wie Poa alpina, eine Reihe von

Salices, Papaver alpinum, Dryas octopetala; endlich hat der Altai nicht weniger als 20 Arten mit der Schweiz gemeinsam, die in der Arktis fehlen, unter ihnen das Edelweiß, Leontopodium alpinum, dann Allium victorialis, Gentiana verna. Welche Bilder von Entwicklung und Wanderung, Verdrängung und Wiedereroberung lassen solche Vergleiche vor unserem geistigen Auge entstehen!

Wie frühere Areale von Arten zersprengt wurden und wie diese an weitentfernten Gebieten sich behaupteten, das zeigt z. B. die Verbreitung von Gentiana purpurea, dem schönen Purpur-Enzian der Schweizer Alpen, der südlich bis zum Apennin, dann wieder vereinzelt in Norwegen und schließlich in Kamtschatka vorkommt.

Wie mit der Besiedelung der Alpen ging es auch mit der Besiedelung der Mittelgebirge, der Vogesen, des Schwarzwaldes, des Riesengebirges; sie zeigen alle in ihrer Flora die Wirkung der Eiszeit. In den Vogesen z. B. finden sich eine große Zahl von Hochgebirgspflanzen oder nordischen Typen; von besonderem Interesse ist, daß ein Teil von ihnen (z. B. Angelica pyrenaica) den Alpen ganz fehlt oder nur in ihrem westlichsten Teil vorkommt (wie Mulgedium Plumieri); zur Eiszeit standen die Vogesen mit den Gebirgen von Zentralfrankreich und mit den Pyrenäen floristisch in Verbindung und konnten von dort Pflanzenelemente beziehen. Solche sind in den Vogesen „Glazialrelikte".

Da die Pflanzen bei der Wiederbesiedelung der Gebirge viel freies Gelände vorfanden, war ihnen auch Gelegenheit zum Variieren gegeben, wir müssen annehmen, daß seit der Eiszeit sich viele kleine Arten und Varietäten ausbildeten, die in den Gebirgen oder Gebirgsteilen korrespondieren, also progressive Endemismen (siehe 1. Kapitel) darstellen.

Wir sahen, daß in Mitteldeutschland sich zur Eiszeit nur eine hochnordische oder alpine Flora halten konnte; die norddeutsche Tiefebene lag unter Eis begraben. Die fossilen Funde lassen erkennen, daß die tertiäre Flora allmählich einer arktisch-alpinen Flora und dann einer ganz verarmten Moostundra Platz machte, die dann vom Eis bedeckt wurde. In der Interglazialzeit fand ein Vorstoß der Flora statt, der wiederum in der Eisperiode endete; dann endlich in der diluvialen Zeit folgte die Pflanzenwelt dem weichenden Inlandeise, und verschiedene Hauptarten lösten einander, dem Klima entsprechend, in der Norddeutschen Tiefebene ab, wie die fossilen Funde erweisen. Die Pflanzengeographen unterscheiden als auf einander folgend eine Dryaszeit mit glazialer Flora, dann eine Birken-, Föhren-, Eichen- und Buchenzeit.

Besonders lange Zeit herrschte die Eiche durchaus in Norddeutschland, bis dann die Buche einwanderte. Föhre, Buche und Eiche teilten sich in die Herrschaft, bis der Mensch mit steigender Kultur die Pflanzenformation maßgebend beeinflußte.

Besonders konnte auch durch fossile Funde in Quartärablagerungen für Skandinavien eine solche Folge von Einwanderung kälteliebender und mehr gemäßigter Typen nach der Eiszeit nachgewiesen werden. Langsam rückten diese Formen von Süden und Südwesten vor. Das Problem kompliziert sich für Skandinavien dadurch, daß eine nachglaziale Landverbindung mit Rußland erfolgte und nun auch ein Strom von Einwanderern aus Osten herbeiziehen konnte. So kam die Fichte aus dem Osten.

Im allgemeinen erfolgte in Mitteleuropa die Einwanderung der heutigen Flora, besonders der Wald- und Wiesenpflanzen, teils vom Südwesten, teils aus dem Osten;

sie wurde noch bereichert durch ein Vordringen von Steppenpflanzen aus dem südöstlichen Europa. An der atlantischen Küste konnte zuerst nach der Eiszeit eine wärmeliebende Flora vom Mittelmeergebiet vordringen; das warmgemäßigte Klima, besonders durch den Golfstrom bedingt, ermöglicht eine Wanderung der Flora bis nach England. Nach Osten hin erfolgt dann langsam eine Ausbreitung bis nach Deutschland hinein; viele solcher Pflanzen, wie die Stechpalme, Ilex aquifolium, finden in West- und Mitteldeutschland ihre Grenze. Zahlreiche der gewöhnlichsten Waldpflanzen, wie Anemone nemorosa, Hepatica usw., sind dagegen vom Osten her zugewandert.

Abb. 54.
Alter Drachenbaum, Dracaena draco, auf Teneriffa. (Nach einer Photographie.)

Mit dem Eindringen der Wald- und Wiesenflora verschwand die Glazialflora aus Mitteleuropa; nur lokal hat sie sich bis heute noch erhalten, besonders an Stellen, wo sie nicht der übermächtigen Konkurrenz der Einwanderer ausgesetzt war, wie an den Hochmooren. Sie bieten darum eine Fundgrube seltener Pflanzen, die solche Relikte aus der Eiszeit darstellen. Als einige Einzelfälle solcher Erhaltung seien noch erwähnt das Vorkommen von Gentiana acaulis, Gentiana verna, von Primula acaulis und Primula farinosa in der norddeutschen Ebene, von Arabis alpina im südlichen Harz, dann die Ausbreitung der Zwergkiefer, Pinus pumilio, auf dem Kamm des Isergebirges bei noch nicht einmal 800 m Höhe.

Im früheren Tertiär war die Flora des Mittelmeergebietes, wie wir sahen, rein tropisch; allmählich wanderten tertiäre Typen (die heutigen nordamerikanisch-japanischen Typen) ein; die Mischung ist noch in der Flora zu spüren. Es ist erwiesen, daß im alten Tertiär das Mittelmeergebiet floristisch mit Afrika und Makaronesien (den Kap Verden, Kanaren, Azoren und Madeira) im Zusammenhang stand; zersprengtes Vorkommen verwandter Arten und Gattungen weist auf die damalige Ausbreitung einer altafrikanischen Flora hin. So lebt auf den Kanaren der berühmte Drachenbaum, Dracaena draco, eine mächtige stammbildende Liliazee; die nächste verwandte Art kommt auf Sokotra und an der Somaliküste vor; das sind Reste einer früheren weiteren Verbreitung. Viele Beziehungen reichen auch von Makaronesien nach Südafrika hin, wie überhaupt von der mediterranen zur kapensischen Flora; es zeigt sich, daß von der altafrikanischen Flora eine Anzahl von Formen in Südafrika erhalten sind und eine große Entwickelung durchgemacht haben. Beispiele dafür bilden die Gattung Erica mit mindestens 400 Arten im Kapgebiet, während 16 Arten das Mittelmeergebiet bewohnen oder von ihm nach Norden ausstrahlen, dann Pelargonium mit zahlreichen Arten in Südafrika und wenigen in Abessinien, Syrien und Cilicien, dann auch Gattungen der Iridazeen.

In das tropische Afrika erfolgte zur jüngsten Tertiärzeit, als besonders Ostafrika bedeutend trockener geworden war, von Asien her eine gewaltige Einwanderung von Tieren und Pflanzen der Steppe; durch sie erhielt Afrika seine Antilopen und zugleich einen starken Teil seiner ostafrikanischen Steppenflora, die teilweise bis nach Südafrika gewandert ist.

Im eigentlichen Kapgebiet mit seiner außerordentlich artenreichen Flora kommt nun zu den erwähnten Bestandteilen noch ein wichtiger anderer hinzu, ein australes Element, das sich aus einer uralten südlichen Flora herleitet, ihm gehören die Proteazeen an, deren bekanntester Vertreter der Silberbaum, Leucadendron argenteum, ist, die Restionazeen u. a.

Floristisch ähnliche Züge, durch den Anteil des australen Elementes bedingt, zeigt auch Australien, am reinsten im Süden und Westen, Eucalyptus in zahllosen Formen, die Epakridazeen, eine nahe den Erikazeen verwandte Familie, dann Proteazeen und Restionazeen; in Ostaustralien ist der tropische Anteil stärker entwickelt, deutliche Beziehungen weisen nach Melanesien herüber. Das gilt auch für Neuseeland, die Ebenenflora ist tropisch und subtropisch, vorwiegend melanesisch. Ganz anders dagegen die Flora der Gebirge, die einen höchst eigenartigen Charakter trägt; die wichtigsten Typen dieser altertümlichen Pflanzengemeinschaft kehren wieder in Tasmanien, in höheren Teilen von Ostaustralien und dann, wie wir schon früher sahen, im südlichen Südamerika; ein Beispiel dafür ist die Verbreitung der südlichen Buchengattung Nothofagus über Südaustralien, Tasmanien, Neuseeland, Patagonien und Südchile. Hooker bezeichnet dieses Element, das sich auch auf den südlichen Inseln findet, als antarktisch; es bildet offenbar den Rest einer einst weiter verbreiteten Flora.

Die Pflanzenwelt der Tropen

von

Prof. Dr. Hubert Winkler

Einleitung.

Die erste und natürlichste Frage der Botanik wäre die nach dem Zusammenhang der Pflanzendecke der Erde mit ihrem Mutterboden. Kann es doch überhaupt nur eine Pflanzenwelt auf der Erde geben, wenn diese — auch als Himmelskörper, also in allen ihren kosmischen Zusammenhängen genommen — die dafür nötigen Vorbedingungen bietet. Und die Verschiedenartigkeit der Bedingungen in ihren einzelnen Teilen wird eine Verschiedenartigkeit der Pflanzendecke zur Folge haben.

Aber der Weg, den die menschliche Forschung nimmt, richtet sich nicht nach der Logik der Tatsachen, geht nicht parallel den Naturgesetzen, sondern verläuft nach eignen psychologischen Regeln. Andernfalls hätte die Pflanzengeographie, eben die Wissenschaft von dem Zusammenhange der Pflanzendecke mit der Erde, die ältesten Botaniker beschäftigen müssen. Da aber das Grundgesetz der menschlichen Erkenntnis darin besteht, zuerst die dem Menschengeist entgegentretende Mannigfaltigkeit von Erscheinungen nach Ähnlichkeit und Unähnlichkeit zu ordnen, so hatte das Keimpflänzchen der Botanik die Gestalt der Pflanzenbeschreibung und Systematik. Erst wenn eine gewisse Orientierung in der Mannigfaltigkeit eingetreten ist, drängt sich auch die Frage nach ursächlichen Zusammenhängen auf. Im wesentlichen ursächliche Zusammenhänge sind es aber, mit denen sich die Pflanzengeographie beschäftigt; und zwar solche von zweierlei Art: *naturgesetzliche* und *historische*.

Nach diesen zwei Gesichtspunkten können wir die Pflanzendecke eines Gebietes und der ganzen Erde betrachten. Das jetzige Pflanzenkleid ist einerseits abhängig von den heute herrschenden Klima- und Bodenverhältnissen; ihnen verdankt es seine physiognomische Ausbildung, d. h. die Form und die Zahl der *Individuen*. Bei dieser Betrachtungsweise erscheint uns die Pflanzendecke eines Landes als seine *Vegetation*.

Gehen wir dagegen auf die geschichtlichen Vorgänge der Pflanzenentstehung und -Verbreitung zurück, wie sie mit der geologischen Entwicklung der Erdoberfläche aufs engste zusammenhängen, so stellt sich uns die Pflanzendecke eines Landes als seine *Flora* dar, d. h. als die Gesamtheit einer gewissen Anzahl von *Arten*.

Bei der folgenden Darstellung des Pflanzenlebens der Tropen werden wir auf die floristische Seite so gut wie gar nicht eingehen. Wissenschaftliche Pflanzennamen sind natürlich nicht zu umgehen. Sie werden aber durch Schilderung von Form- und Lebenseigenheiten stets einen Inhalt bekommen. Unsre Hauptaufgabe wird es sein, ein zusammenhängendes und anschauliches Bild der tropischen Vegetation zu zeichnen; ferner den Ursachen nachzugehen, aus denen sich der bestimmte Charakter des Bildes, wie er uns entgegentreten wird, ergibt.

I.

Abgrenzung des Gebietes.

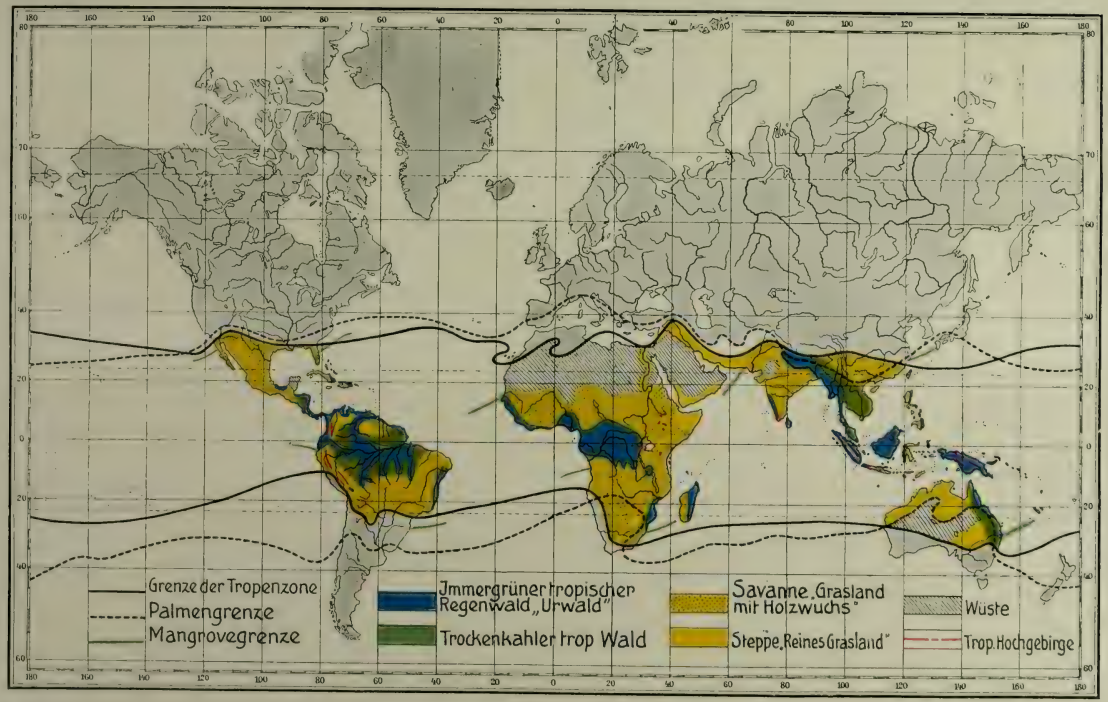
(Die Klimazonen der Erde.)

Suchen wir die naturgesetzlichen Faktoren, die für die Ausbildung der Vegetation auf der Erde maßgebend sind, im einzelnen zu erfassen, so wird die Hauptwirksamkeit vom Klima ausgeübt. Ihr gegenüber tritt die Bodenbeschaffenheit in den Hintergrund, wenigstens, wenn es sich um die großen Vegetationsgebiete oder Zonen handelt. Wir werden auch die Bodenbeschaffenheit in Betracht zu ziehen haben; doch pflegt sie innerhalb der Zonen nur den Standort zu bestimmen. Eine dritte Gruppe, die biologischen oder „biotischen" Faktoren, ergibt sich aus dem Vorhandensein andrer Organismen. Ein Parasit ist an seine Wirtspflanze gebunden; ein Gewächs, das einen ganz bestimmten Bestäuber benötigt, an dessen Verbreitungsgrenzen. Aber auch diese Verhältnisse sind nicht ausschlaggebend für die großen Vegetationsgebiete und außerdem mittelbar wieder abhängig von klimatischen Ursachen. Dem Klima also kommt die entscheidende Bedeutung für die Verteilung der Pflanzen auf der Erdoberfläche zu.

„Klima" aber ist kein einfacher Begriff. Was haben wir in unserm Falle unter Klima, also unter „Pflanzenklima" zu verstehen? — Alexander v. Humboldt, den wir als den eigentlichen Begründer der Pflanzengeographie anzusehen pflegen, forschte mit Vorliebe nach den Beziehungen zwischen Vegetation und Wärme. Nachdem das geographische Gebiet festgestellt war, das eine Pflanze durch natürliche Verbreitung oder infolge von Anbau einnimmt, wurde aus den meteorologischen Jahrbüchern der Umfang von mittleren Temperaturen abgeleitet, die in derselben Gegend vorkommen. Diese mittleren Zahlenwerte für die Temperatur sind nach Humboldt der Ausdruck der physischen Gesetze, denen das Pflanzenleben unterliegt. Später hat er die Mittelwerte des Sommers und Winters berücksichtigt. Wahlenberg hat dann in seiner „Flora lapponica" (1812) gezeigt, daß nicht die Mitteltemperatur eines Gebietes, sondern die Verteilung der Wärme in den verschiednen Jahreszeiten maßgebend für die Vegetation sei. Und diese Betrachtungsweise dürfte für pflanzengeographische Zwecke natürlicher sein als die Benutzung der von Dove entworfnen Monatsisothermen. Allerdings ist das heute für den Botaniker noch nicht ausführbar, da die Ergebnisse der meteorologischen Forschung fast nie nach diesem Gesichtspunkt bearbeitet werden.

Mit der Zeit erkannte man aber, daß die Wirkung der Wärme auf die Vegetation in tiefgehender Weise von der Feuchtigkeit durchkreuzt wird. Die Feuchtigkeit, hauptsächlich in Form von Regen und geschmolznem Schnee, aber auch von Tau und Nebel, „entscheidet in der Pflanzenwelt am mächtigsten über die Daseinsmöglichkeit des Organismus. Sie prägt ihm seine Gestaltung auf und ist der wesentlichste Faktor, der ihm seinen Wohnplatz auf der Erde anweist und abgrenzt" (Diels).

Von minderer Bedeutung für die großen Vegetationsgebiete, in denen sich die Klimazonen ausprägen, ist das Licht. Seine Verteilung, deren großen Züge ja einfach durch die geographische Breite gegeben sind, gewinnt zwar, wie Wiesner gezeigt hat, für die Wuchsform der Gewächse und die Blattstellung eine stark richtunggebende Bedeutung, bestimmt aber, abgesehen vielleicht von den arktischen Gebieten — und der Hochgebirgsregion —, nicht die wesentlichen Vegetationszüge der einzelnen Zonen.



KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Grenzen und Pflanzenformationen der Tropenzone.

(Nach Angaben des Verfassers gezeichnet)

Was schließlich die Luft betrifft, so hat ihre chemische Zusammensetzung auf die Verteilung der Landpflanzen keinen Einfluß. Wohl kann die Wirkung der bewegten Luft, des Windes, für das Leben und die Wuchsform der Pflanzen von Bedeutung sein. Und für die Abtrennung der arktischen Vegetationszone spielt sie geradezu eine entscheidende Rolle; aber auch nur an dieser Zonengrenze, wo der Wind für das Aufhören des Baumwuchses verantwortlich ist.

So bleiben denn als die hauptsächlich wirksamen Einzelzüge des Klimas Temperatur und Feuchtigkeit übrig. Schon im Jahre 1874 hat Alphonse de Candolle eine Einteilung der Pflanzen nach ihrem Verhalten gegen sie gegeben, die im ganzen auch bei dem heutigen Stand unsrer Kenntnisse noch zutreffend ist. Er stellt folgende 5 Gruppen auf:

1. Megathermen. Pflanzen mit Anspruch an dauernd hohe Temperaturen ohne Jahresschwankung und zugleich an starke Feuchtigkeit. — Tropenbewohner der Gegenwart.
2. Xerophile Pflanzen oder Xerophyten. Auch sie beanspruchen höhere Temperaturen (wenigstens für einige Zeit des Jahres), lieben aber zugleich Trockenheit und stärkere Temperaturausschläge.
3. Mesothermen. Verlangen gemäßigte Wärme und gemäßigte Feuchtigkeitsmengen. — Bewohner der Breiten etwa zwischen 22° und 45° N. bezw. 40° S., soweit die Feuchtigkeit ausreicht.
4. Mikrothermen, mit noch geringeren Ansprüchen an Wärme. — Sie vertragen niedrigere Jahrestemperatur, kühlere und kürzere Sommer, kältere Winter.
5. Hekistothermen. Pflanzen mit dem geringsten Wärmebedürfnis. — Bewohnen die arktischen Zonen jenseits der Baumgrenze.

Nicht ganz folgerichtig nach unsrer heutigen Auffassung erscheint die Gruppe der Xerophyten. Sie sind für uns ohne Rücksicht auf ihr Wärmebedürfnis lediglich gekennzeichnet durch geringe Wasserbilanz, d. h. durch herabgesetzte Verdunstung bei erschwerter Wasseraufnahme. Am besten werden sie deshalb unter die andern Gruppen verteilt. Für das Tropengebiet, wo sie eine große Rolle spielen, wollen wir sie mit Köppen als Xeromegathermen bezeichnen, im Gegensatz zu den Hygromegathermen. In der de Candolle'schen Kennzeichnung der Megathermen muß somit das Bedürfnis nach hoher Feuchtigkeit gestrichen werden.

Wie schon aus der Namengebung de Candolle's zu ersehen ist, spielt von den beiden Faktoren der Temperatur und Feuchtigkeit für die Abgrenzung der großen Vegetationszonen doch die Temperatur die hauptsächlichste, ja die einzige Rolle. Erst innerhalb dieser Temperaturzonen werden Unterschiede der Vegetation durch ungleiche Feuchtigkeitsgrade hervorgerufen, größere Gebiete verschiednen ökologischen Charakters und verschiedner Physiognomie gesondert, die man als Provinzen zu bezeichnen pflegt. So wird das tropische Afrika durch den Unterschied der Regenmenge in eine Waldprovinz und eine Savannenprovinz geschieden. Innerhalb dieser Provinzen kommt dann der Einfluß des Bodens, des Windes, der biologischen Faktoren, aber auch der feineren Feuchtigkeitsunterschiede selbst, für die Herausbildung der Formationen in Betracht.

Die Abgrenzung der Vegetationszonen der Erde ist jetzt vom theoretischen Standpunkt gegeben. Die Tropenzone ist das Reich der Megathermen; die Hekistothermen bewohnen die Polargebiete. Dazwischen dehnt sich, nördlich und südlich vom Äquator, eine doppelte Zone aus, die als gemäßigte bekannt ist, aber noch in einen wärmeren Gürtel — die Subtropen — und einen kühleren geschieden werden muß, jener eingenommen von den Mesothermen, dieser von den Mikrothermen. Für die Abgrenzung kommen also lediglich Wärmelinien in Betracht.

Nicht so einfach stellt sich die Sache, wenn wir diese Zonen auf der Erdoberfläche bezw. auf der Karte abgrenzen wollen. Bestände nicht die unregelmäßige Verteilung von Wasser und Land auf der Erde, so würden auch für den Botaniker die Grenzlinien der Zonen mit solaren Zonenscheiden, d. h. mit Parallelkreisen zusammenfallen. Bei der bestehenden Gestaltung der Erdoberfläche müssen es dagegen gebrochne Linien werden.

Es fragt sich nun, welche Wärmelinien — Isothermen — für die Abgrenzung maßgebend sind. Daß es sich dabei nicht um die höchsten Ausschläge der Temperatur nach oben oder unten handeln kann, ist klar. Denn die höchsten gemessnen Wärmegrade liegen im Sommer höherer Breiten teilweise höher als am Äquator. Andrerseits kann man die Gegend des ostsibirischen Kältepols bei Werchojansk, in der Temperaturen bis zu — 70° C. vorkommen, nicht in die Polarzone ziehen. Denn dieser Punkt liegt mitten im Waldgebiet und bringt noch einige Hundert höherer Pflanzen hervor. Als Ausgangspunkt der Abgrenzung der Vegetationszonen kann nur *die Dauer der Zeit genommen werden, während der sich die Höhe der Temperatur zwischen gewissen Grenzwerten hält.* Diese Grenzwerte werden von *Köppen* „Schwellenwerte" genannt. Als Zeitabschnitt für die tropischen und die arktischen Zonen sind von ihm 12 Monate angenommen worden und als Schwellenwerte die Tagesmittel von 20° C. und 10° C. Das heißt: Alle Gebiete der Erde, in denen die normale Temperatur das ganze Jahr hindurch 20° C. oder mehr beträgt, gehören der Tropenzone an; alle Gebiete, in denen die normale Temperatur das ganze Jahr hindurch 10° C. nicht übersteigt, sind zur arktischen bezw. antarktischen Zone zu rechnen. Die ausgeschnittnen Zwischengürtel fallen auf die gemäßigten Zonen.

Diese Abgrenzung *Köppens* nimmt auf das Wärmebedürfnis der Pflanzen die nötige Rücksicht. Und doch widerstrebt es, das ganze nördliche Afrika und Vorderindien, auch Hongkong, von den Tropen auszuschließen. Wir werden uns deshalb hier an *Supans* Vorschlag halten, nach dem die „warme Zone" bis zu den *Jahres*isothermen von 20° C. reicht, d. h. den Verbindungslinien aller jenen Punkte nördlich und südlich des Äquators, an denen nicht die Tiefsttemperatur des kältesten Monats, sondern die jährliche Mitteltemperatur 20° C. beträgt. Diese Linie fällt ziemlich zusammen mit der Polargrenze der ständig wehenden Passate und entspricht auch annähernd der natürlichen Polargrenze der *Palmen*, die als die eigentlichen Charakterpflanzen des Tropenklimas anzusehen sind.

Auf der beigegebnen Karte stellen sich die Grenzen der tropischen Zone folgendermaßen dar: Beginnen wir mit der nördlichen Scheidelinie in der alten Welt, so fällt Madeira zwar noch zwischen die 20° Jahresisothermen, gehört aber doch, geologisch und biologisch, wie auch die Kanarengruppe, mehr zum Mittelmeergebiet. Von Afrika werden

durch die 20°Jahresisotherme die Atlasländer abgeschnitten. Der Atlas ist das einzige bisher bekannte Faltengebirge Afrikas und stellt die Fortsetzung des großen mediterranen Gebirgsbogens dar. Auch seine Vegetation ist durchaus mediterran. Weiter verläuft die Grenze dann durch das Mittelmeer, schließt ganz Arabien bis zum Euphrat-Tigris-Ursprung ein, senkt sich in Persien etwas, um sich dann wieder über den großen Indusbogen hinwegzuheben, am Südfuß des Himalajas entlang zu laufen und etwas nördlich von der Insel Formosa die Chinasee zu erreichen. — In Nordamerika setzt die nördliche Grenzlinie des Tropengürtels in Kalifornien etwa bei 30° n. Breite ein, hält sich dann etwas nördlich der Grenze von Mexiko und umschließt auch die Mississippimündung und die Halbinsel Florida. Auch die Bermudasinseln liegen noch innerhalb der von uns angenommenen Tropengrenze, tragen aber, ebenso wie Florida, kein rein tropisches Gepräge mehr.

Die südliche Grenze der Tropenzone beginnt an der afrikanischen Westküste etwa bei Mossamedes, biegt sofort südwärts um und läuft im Abstande von etwa 5 Breitengraden bis nach Natal der West- und Südküste parallel. Auch ein südlicher Streifen Australiens bleibt von den Tropen ausgeschlossen. An der Westküste Südamerikas beginnt die Grenzlinie bei etwa 10° s. Breite, etwas nördlich von Lima, läuft bis Santiago am Westabhang der Anden hinunter, biegt in kurzem Bogen nach Norden um und zieht dann nach Nordosten, um in der brasilianischen Provinz Paraná die Ostküste zu erreichen.

II.

Die für die Vegetation wichtigsten Züge des Tropenklimas.

Das Klima der Tropenzone hat, obwohl diese beinahe die Hälfte der ganzen Erdoberfläche umfaßt, unter sonst gleichen Verhältnissen einen sehr einheitlichen Charakter. Daraus ergibt sich eine große Übereinstimmung in der Physiognomie entsprechender tropischer Vegetationsformationen um den ganzen Erdball herum. Die unterscheidenden Züge werden meist durch die floristisch verschiedne Zusammensetzung hineingebracht. Ein Grundzug des Tropenklimas ist die verhältnismäßig große Regelmäßigkeit in der Wiederkehr der periodischen Witterungserscheinungen.

a) Die Temperatur.

Die in der Tropenzone beobachteten Extreme der Lufttemperatur schwanken nach oben hin gewöhnlich zwischen 30 und 35° C. und erreichen gewöhnlich keine so bedeutende Höhe, wie sie stellenweise in gemäßigten Gebieten, auch in Mitteleuropa, gemessen worden sind. Dennoch werden sie in feuchten Tropengegenden viel drückender empfunden als höhere Temperaturen in unsrem Klima: eben eine Begleiterscheinung des hohen Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, der die abkühlende Verdunstung auf der Haut beeinträchtigt („Treibhausluft"). Der Eispunkt wird — abgesehen von Hochgebirgsregionen — nur an einigen Stellen in der Nähe der Tropengrenze erreicht, so in Südchina. Nur wenige tropische Kulturpflanzen haben es denn auch durch Anpassung erreicht, selbst geringe Kältegrade ertragen zu können. Für die große Masse der Tropengewächse bedeutet es den sicheren Tod, wenn sie auch nur kürzere Zeit Tem-

peraturen unter 0° ausgesetzt werden. Ja, Molisch hat bei einer Reihe von Tropenpflanzen, wie Episcia bicolor (Gesneriaz.), Sanchezia nobilis (Akanthaz.) u. a. Absterben sogar bei einer Temperatur von + 2° bis + 5° C. beobachtet. Gleichgiltig ist es dabei für unsre Betrachtung, ob es sich in diesen Fällen um eigentlichen Erfriertod handelt oder nur um ein Absterben als Folge einer durch die Kälte verursachten Krankheit, wie Rein es auffaßt. Denn nach diesem Forscher erfriert kein Gewächs, selbst die empfindlichsten Tropenpflanzen, wie Gesneriazeen, nicht, über — 2° C. Zum Eintritt des typischen Kältetodes ist nach ihm Eisbildung in den Pflanzengeweben notwendig.

Viele tropischen Pflanzen vermögen überhaupt erst bei höheren Temperaturen zwischen 10° und 15° C. zu vegetieren. Im ganzen liegen bei ihnen die sogenannten Kardinalpunkte für alle Lebenstätigkeiten höher als bei den Pflanzen der kälteren Zonen.

Manche tropischen Gewächse, wie Palmen, sind aber nicht so sehr gegen niedrige Temperaturen überhaupt als vielmehr gegen stärkere Temperaturschwankungen empfindlich. Sie sind an solche nicht gewöhnt, da die mittlere jährliche Wärmeschwankung in den Tropen so gering ist, daß man die Jahreszeiten hier nicht nach den Wärmeverhältnissen, sondern nach dem periodischen Wechsel der Regen- und Trockenzeiten abgrenzt. Besonders im engeren Tropengürtel hält sich der Temperaturunterschied des wärmsten und kältesten Monats zwischen 1 und 5° C. Folgende Tabelle veranschaulicht die Verhältnisse.

Mittlere Temperatur (nach Spitaler).

Breite . . N.	25.	20.	15.	10.	5.	0.	5.	10.	15.	20.	25. S.
Januar . . .	18,4	21,7	23,9	25,7	26,2	26,2	26,1	25,9	25,7	25,2	24,7
Juli	28,0	28,1	27,9	26,7,	26,1	25,5	24,9	24,0	22,6	20,5	18,1
Schwankung .	9,6	6,4	4,0	1,0	0,1	0,7	1,2	1,9	3,1	4,7	6,6

Wo genügend Feuchtigkeit zur Verfügung steht, muß demnach ein sehr gleichmäßiger Verlauf der jährlichen Vegetationszeit auftreten. Daß dennoch die Periodizitätserscheinungen im Pflanzenreich nicht aufhören, werden wir noch sehen. Hauptsächlich als Folge dieser gleichmäßigen Wärme kommt im Tropengebiet bei einer außerordentlich großen Anzahl von Pflanzen Holzwuchs zustande. Selbst Gräser werden — in der Bambusform — baumartig, und die größeren, der Tropenzone und den höheren Breiten gemeinsamen Pflanzenfamilien reichen in diese meist nur mit krautigen Vertretern hinein, während sie dort eine Fülle von Baum- und Strauchformen erzeugen. Unsre wenig ansehnlichen Labkräuter haben in den Tropen Hunderte mächtiger Bäume zu Verwandten. Ebenso sind die meisten der in den gemäßigten Zonen wachsenden Leguminosen keine Holzpflanzen (Erbse, Linse, Wicke, Klee, Bohne u. a. m.), während sie im Äquatorialgürtel die stattlichsten Bürger der Steppe wie des Urwaldes darstellen. Und selbst ein Verwandtschaftskreis, der so wenig zur Hervorbringung holziger Achsen neigt wie die Kompositen, bringt in den Tropen eine Anzahl, wenn auch nicht riesenhafter, so doch immerhin auffälliger Bäume hervor. Von der kleinen Insel St. Helena kennen wir allein zehn Kompositenbäume. Überhaupt sind natürlich die gleichmäßigen Inselklimate in dieser Hinsicht ausgezeichnet. So treten auf den Sandwichinseln Holzgewächse in Familien und Gattungen auf, bei denen die Bildung

holziger Stämme sonst ganz ungewöhnlich ist, wie die Violazee Isodendron, die Karyophyllazee Alsinodendron, Geranium arboreum, auch drei Kompositen.

Eine gleichmäßig hohe Temperatur kommt dem Wachstumsvorgang der Pflanzen, d. h. der Bildung organischer Substanz, sehr zustatten. Tatsächlich ist in den Tropen für die Assimilation ein höherer Mittelwert als in Europa gefunden worden; allerdings nicht um so viel höher, daß sich daraus bei einer Kulturpflanze etwa eine Ernte erwarten ließe, die eine mitteleuropäische vielmal überträfe. Aber nicht die übermäßige Stärke, sondern die jahraus jahrein gleichmäßig verlaufende Assimilation ist es in erster Linie, die die vegetabilische Stoffbildung in den Tropen so begünstigt, daß die Pflanzenwelt eine sprichwörtliche Üppigkeit zeigt. In vielen Fällen ist das Wachstum der Tropenpflanzen aber nicht bloß stetiger, sondern auch bedeutend intensiver als in kühleren Klimaten. Nach Betrachtung einer Reihe allgemein bekannter Tatsachen und auch zahlenmäßiger Angaben kommen mir deshalb die eben berührten Erntevergleiche Giltay's wenig überzeugend vor. Sie sind methodisch schon deshalb nicht einwandfrei, weil zum Teil nicht dieselben, sondern nur ähnliche Pflanzen (Reis — Hafer) verglichen werden. So braucht das Zuckerrohr in den Niederungen der Tropenländer nur etwa 9 Monate bis zur völligen Reife; auf den kühleren Höhen dagegen und in subtropischen Ländern erfordert es eine Wachstumsperiode bis zu 18 Monaten. Ebenso liefern die Bananen in solchen Gegenden erst in 15—18 Monaten reife Früchte, während im tropischen Tieflande 9—12 Monate zu ihrer Ausreifung zu genügen pflegen. Der Teestrauch kann in China nicht mehr als dreimal im Jahre abgeerntet werden; auf Ceylon und Java entnimmt man ihm ohne Schaden jährlich acht Blatternten. Nach Detmer hat eine Maispflanze in Buitenzorg auf Java an lufttrockner Substanz der oberirdischen Organe in 32 Tagen 29,5 g, in Jena nur 6,5 g erzeugt, in den Tropen in dieser kurzen Zeit also etwa fünfmal so viel wie bei uns.

Ein besonders auffälliges und gut beobachtetes Beispiel sehr schnellen Wachstums bilden gewisse Bambusen. An einer Dendrocalamus-Art im botanischen Garten zu Buitenzorg hat Kraus Längenzunahmen der Sprosse von mehr als einem halben Meter in 24 Stunden festgestellt. Schimper maß am 15. November ein junges, noch gefaltetes Blatt von Amherstia nobilis, einer der prächtigsten Leguminosenbäume. Die Spindel des gefiederten Blattes war 6 cm, ein Fiederblättchen 2,9 cm lang. Am 24. November wurden für dieselbe Spindel und dasselbe Blättchen 31 cm, bezw. 19,5 cm gefunden, d. h. eine Längenzunahme auf das Fünf- bezw. Siebenfache in 9 Tagen, oder eine tägliche Längenzunahme von 4,1 cm bezw. 1,8 cm. In den tropischen Pflanzungen macht das rasche Aufschießen des Unkrauts fortwährendes Reinigen nötig. Andrerseits kommt dem Pflanzer das schnelle Wachstum mancher Schattenbäume wie Cassia Albizzia, Erythrina, Spondias, Grevillea u. a. zugute. Nach Messungen von Koorders in Java erreicht Albizzia moluccana, eine akazienähnliche Leguminose, in 8 Monaten eine Höhe von 3 m; die Tanne bei uns in derselben Zeit etwa $^1/_{16}$ m, Buche, Fichte und Kiefer $^1/_8$ m, Lärche $^3/_8$ m. Eine 9 Jahre alte Albizzia moluccana kann 33 m hoch werden, während die Buche dazu in Europa 160 Jahre braucht. Bekannt ist das rasche Aufschießen mancher Eucalyptus-Arten. (Abb. 1.) Sehr schnelles Längenwachstum scheint auch den oft 20 und mehr Meter lang werdenden Nährwurzeln mancher Epiphyten zuzukommen. Went fand bei Philodendron

melanochrysum, einer Araceе, einen Gesamtzuwachs von 4,4 cm in 48 Stunden.

Eine allgemeine Erscheinung aber ist so schnelles Wachstum, selbst in feuchten Tropengebieten, durchaus nicht. Daß außer der Wärme zur üppigen Stoffbildung hinreichende Feuchtigkeit aber unerläßlich ist, sehen wir in den trocknen Steppen und Halbwüsten, wo kurze, knorrige Baumstämme und selbst niedrige Sträuchlein oft ein Alter aufweisen, gleich dem eines Urwaldriesen.

Abb. 1.
Eucalyptus spec., Kulturgarten Tjibodas, Gedehgebirge, Java.
Aussaat der Samen im März 1905.
(Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernst, am 18. Dez. 1905.)

Sehr bedeutungsvoll für das Pflanzenleben ist das Maß der direkten Wärmestrahlung der Sonne. Zahlenmäßige Angaben finden sich darüber leider nur sehr spärlich. In Gegenden mit geringer Luftfeuchtigkeit und schwacher Bewölkung, ganz besonders in Kontinentalgebieten, erreicht sie eine bedeutende Höhe. So fand Pechuel Lösche in Tschintschotscho (Loango) oft eine Erwärmung des Bodens auf 75, ja 80°, einmal sogar auf 84,6° C. Nach seiner Angabe gerinnt der Inhalt von Eiern, die man bei ungehinderter Sonnenbestrahlung auf den Erdboden legt, in kurzer Zeit. Der Europäer ist in den Tropen genötigt, sich durch eine starke Kopfbedeckung vor Sonnenstich zu schützen. Doch gibt es auch hier eine Gewöhnung. Der Eingeborene trägt nie eine Kopfbedeckung als Sonnenschutz, rasiert sich häufig sogar das Haupthaar ab; und der Europäer, der schon längere Zeit zwischen den Wendekreisen weilt, kann den schweren Tropenhelm schon eher entbehren. So steht es auch mit den pflanzlichen Organismen. In den sonnendurchglühten Steppen- und Wüstengebieten nehmen die dem Boden oft dicht angedrückten Pflanzen vielfach sicher die Temperatur des Erdbodens an, bei der, wie schon erwähnt, der Inhalt eines Vogeleis gerinnen kann. Der Grund für die Widerstandsfähigkeit des pflanzlichen Protoplasmas gegen Überhitzung ist wohl in einer Gewöhnung zu suchen, die sich im Lauf von Generationen eingestellt hat. Ein wichtiges Hilfsmittel bei der Ertragung so hoher Wärmegrade ist die Wasserarmut vieler Steppen- und Wüstenpflanzen. Denn der Wassergehalt der Pflanzen spielt bei ihrem Vermögen, extreme Temperaturen — nach oben wie nach unten — auszuhalten, die größte Rolle. Es können bekanntlich trockne Samen ohne Tötungsgefahr höherer Hitze ausgesetzt werden als angequollene. Umgekehrt leiden die Gewächse unsrer Zone oft mehr durch schwache Frühjahrsfröste als durch starke Winter-

kälte, weil sie im Winter wasserärmer sind als in der Schwellungsperiode. Andrerseits könnte man wohl, da das Wasser von allen Körpern die höchste spezifische Wärme besitzt, in der Sukkulenz, d. h. dem Wasserreichtum so zahlreicher Wüsten- und Steppengewächse, einen Schutz gegen starke und plötzliche Temperaturschwankung sehen, wie Neger das Wassergewebe auffaßt, das merkwürdigerweise bei manchen Pflanzen der feuchten subtropischen Wälder Chiles auftritt.

In offnen, den Sonnenstrahlen ungehindert zugänglichen Gebieten wissen die Pflanzen eine Überhitzung durch die verschiedensten Mittel zu verhindern, die alle darauf hinauslaufen, sich mit schlechten Wärmeleitern zu umgeben oder die Wärmestrahlen zu reflektieren. Viele Steppenbäume besitzen eine hellgraue, fast weiße Rinde (Abb. 2). „Unwillkürlich", sagt Haberlandt, „vergleicht man dieses helle Rindenkleid mit dem eignen weißen Tropenanzug", dessen Farbe ja auch zum Zwecke des Zurückwerfens der Sonnenstrahlen gewählt ist. Bei fast allen Steppenbäumen ist die Rinde auch stark verkorkt oder fasrig und zuweilen sehr dick, wie an dem verhältnismäßig wasserreichen Stamm des Affenbrotbaums (Adansonia), wo sie 8 bis 10 cm Stärke erreichen kann (Abb. 3). Bei den Holzgewächsen ist es vor allem nötig, das unmittelbar unter der Rinde liegende zarte Kambiumgewebe vor Überhitzung zu bewahren.

Abb. 2.
„Sachsenwald" bei Daressalam, ostafrikanischer Steppenwald mit zahlreichen derbblättrigen immgrünen Bäumen (Uapaca nitida). Die Stämme der Bäume sind fast schneeweiß. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine große Anzahl andrer Schutzmittel gegen übermäßige Erwärmung kommt den Blättern der Holzgewächse und den krautigen Pflanzen zu. Alle diese Einrichtungen lassen sich aber nicht ausschließlich auf diesen Zweck deuten, sondern hängen auch mit den Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen aufs engste zusammen. Denn in den meisten Fällen ist die Wirkungsweise dieser drei Faktoren so innig verschlungen, daß ihr Sonderanteil kaum bestimmt werden kann. Da die Wärmestrahlung an die Sonnenstrahlen — zu etwa 80% allerdings an die nicht sichtbaren — gebunden ist,

so mögen jene Vorkehrungen im Abschnitt über das Licht eingehender besprochen werden.

Nur einer Eigenart sei auch hier schon gedacht, weil sie auch eine spezielle Beziehung zur Wärme hat. Wir werden noch sehen, daß die Nadelform der Blätter in den Steppen- und Wüstengebieten bei den verschiedensten Pflanzen eine Rolle spielt. Es wird dadurch zunächst eine Verkleinerung der gesamten Blattmasse und dadurch eine geringere Angriffsfläche für die Sonnenstrahlen geschaffen. Für jedes Blatt selbst aber bedeutet die Nadelform eine Vergrößerung der Oberfläche im Verhältnis zum Volumen. Und wie die Verkleinerung der Blattmasse der gesamten Pflanze einen direkten Schutz vor Überhitzung darstellt, so die möglichste relative Oberflächenvergrößerung des einzelnen Blattes einen indirekten, nämlich dadurch, daß die Ableitung der Wärme an die umgebende Luft schneller und stärker vor sich geht. Wiesners Verdienst ist es, diese Tatsache in das rechte Licht gerückt zu haben. Er ging dabei von der bekannten Erscheinung aus, daß in Fernrohren die außerordentlich zarten Fäden des Fadenkreuzes auch dann nicht verbrennen, wenn sie in den Brennpunkt der von der Sonne bestrahlten Linse zu liegen kommen, weil infolge der verhältnismäßig großen Oberfläche dieser zarten Fäden die Wärmeableitung sehr groß ist. — Auch auf das Fiederlaub vom „Mimosentypus", wie er für die Steppenvegetation vielfach geradezu charakteristisch ist, kann man diese Erklärung wohl anwenden. Durch die Zerteilung der Spreite ist eine verhältnismäßig große Oberfläche geschaffen. Daß hier, wie bei den Flachssprossen der Akazien und allen Blättern mit „Profilstellung" die absolute Verkleinerung der Blattmasse nicht so weit fortgeschritten ist, wie bei den nadelblättrigen Gewächsen, bringt einen doppelten Vorteil. Denn von der direkten Sonne wird nur die Schmalseite des Laubes getroffen, während die Breitseite der Ableitung der Wärme an die Luft dienen kann. Bis auf ein gewisses Maß aber muß auch bei profilgestellten Assimilationsorganen die Verkleinerung der Spreite getrieben werden, schon deshalb, weil sie auch der Verdunstungsminderung dienen soll.

Abb. 3.
Affenbrotbaum oder Baobab (Adansonia digitata), eine Charakterpflanze der afrikanischen Savanne. An Stammumfang der größte aller Bäume auf Erden, erreicht bis 9 m Durchmesser und ein Alter bis zu 1000 Jahren. Die Äste alter Exemplare werden bis 22 m lang. Die Rinde ist 8—10 cm dick.

b) Das Licht.

Während man ganz treffend von einem einheitlichen Lichtcharakter der arktischen Breiten sprechen kann, besitzt die Tropenzone einen solchen durchaus nicht. Schon die Vegetation bedingt starke Unterschiede. Obwohl das Waldesdunkel in den Tropen kaum irgendwo so stark ist wie bei uns in einem geschlossnen Tannenbestande, so sinkt der Lichtgenuß der Füllvegetation des ungeheuer ausgedehnten tropischen Urwaldes, besonders der Bodenpflanzen, doch auf ein sehr geringes Maß, während in offnen

Abb. 4.
Nipa-Palmen (Nipa fruticans) mit fast senkrecht stehenden Blättern. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Steppen- und Wüstengebieten sich die Pflanzen gegenseitig wenig oder gar nicht beschatten. Dabei ist in solchen Landstrichen mit ihrer trocknen Luft die Kraft der Sonnenstrahlung an sich viel größer als in den feuchten Tropengegenden, in denen der Wasserdampf der Atmosphäre, der oft den Sättigkeitspunkt erreicht, das Sonnenlicht viel stärker zerstreut. Die graue Schutzbrille, die zu meiner Ausrüstung für Kamerum gehörte, habe ich dort in dem feuchten Küstenlande niemals gebraucht, wogegen sie mir später in den Steppen Ostafrikas — anfangs wenigstens — unentbehrlich war. Aber selbst in feuchten Tropengebieten herrscht immer noch eine, wenn auch mitunter nicht bedeutend, stärkere Helligkeit als in höheren Breiten. Abgesehen von dieser extremen Beeinflussung hat der Tropentag eine weit größere Lichtfülle aufzuweisen als

wie wir sie gewohnt sind. Haberlandt gibt in seinem Buch „Eine botanische Tropenreise" folgende Schilderung: „Der Himmel erscheint von lichter, weißlich-blauer Färbung. Beim Aquarellieren durfte ich immer nur die lichtesten Töne des Kobaltblau in Anwendung bringen, und häufig fragte ich mich, ob man den leuchtenden Himmel überhaupt noch blau nennen dürfe. Die Leuchtkraft des Himmelsgewölbes ist weitaus größer als in unseren Breiten; diese größere Intensität des diffusen Tageslichtes bedingt zum größten Teil die mächtige Lichtfülle des hellen Tropentages, die

Abb. 5.

Vegetationsbild aus den Anlagen des botan. Gartens in Victoria, Kamerun. Links eine junge, noch stammlose Ölpalme (Elaeis guineensis), rechts davon Königspalme (Oreodoxa regia), weiter rechts Zuckerpalme (Arenga saccharifera), noch hereinragend ein Fächer des Baumes der Reisenden (Ravenala madagascariensis), ferner zwei niedrige Fächerpalmen. Alle zeigen das senkrechte Aufstreben der Blätter und zugleich mehr oder weniger ausgeprägt das Abwärtshängen der Fiedern. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

durch die unzähligen Glanzlichter der Vegetation noch mehr gesteigert wird." Jedem in den Tropen Reisenden fallen die starken Reflexe beschienener Wasserflächen auf.

Wie von vornherein anzunehmen, ist in dem Tageslicht, das aus einem Gemisch zerstreuter Strahlen und paralleler Sonnenstrahlen besteht, der Anteil dieser letzten zwischen den Wendekreisen erheblich größer als in gleichen Höhenlagen höherer Breiten. Denn die Sonnenstrahlen haben wegen des hohen Zenitstandes des Tagesgestirns eine weniger dicke Schicht der Atmosphäre zu durchlaufen und werden also weniger zerstreut. Da nun, wie sogar in gemäßigten Breiten zu beobachten ist, längere Bescheinung der Blätter durch direkte Sonnenstrahlen schädigend, ja sogar tötlich wirken kann, so führt die eben angegebne Eigenschaft des Tropenlichtes dazu, daß die Orien-

tierung der Blätter zum Licht in den Tropen von eignen Zielpunkten beherrscht wird. Während in temperierten Gegenden die Lage der Blätter überall vom stärksten diffusen Licht bestimmt wird, durch Erstreben der senkrechten Stellung zu ihm, werden die Blätter in den Tropen durch das direkte Sonnenlicht fixiert, indem sie sich möglichst parallel dazu einstellen. Im ersten Falle wird die Blattlage also geregelt durch das Streben nach dem Aufsuchen des günstigsten Lichtes, in den Tropen dagegen durch das Streben nach Vermeidung überstarker und daher schädlicher Strahlung.

Abb. 6.

Vegetationsbild aus dem botanischen Garten in Buitenzorg. Vorn Nelumbo nucifera mit trichterartiger Vertiefung der Blätter, im Hintergrunde 4 Exemplare des Baums der Reisenden (Ravenala madagascariensis) mit dem Fächer steil aufgerichteter Blätter; die seitlichen, weniger steilen, lassen die Blattspreite jederseits der Mittelrippe herabhängen und erreichen so die Profilstellung. (Aufnahme von Dr. Jensen).

Erreicht wird dieser Zweck auf verschiedne Weise. Eines der verbreitetsten Mittel ist die sogenannte „Profilstellung" der Blätter. Sie ist dann gegeben, wenn das Blatt nicht seine breite Fläche dem Himmel und damit der hochstehenden Sonne zukehrt, sondern den linienförmig schmalen Rand, so daß die Breitseiten, die in diesem Falle anatomisch häufig gleichartig ausgebildet sind, lotrecht stehen und also

nur von den schwächeren Strahlen der auf- und untergehenden Sonne senkrecht getroffen werden, während die Strahlen der fast im Zenit stehenden Mittagssonne parallel an ihnen vorbeigehen. Die Folge dieses Verhaltens ist, daß die Bäume so gut wie keinen Schatten geben; dieser Eigenart wegen sind ja die australischen Acacia- und Eucalyptus-Wälder oft geschildert worden. Aber auch in andern Tropengebieten sind solche Bäume durchaus nicht selten, wie die in den ostafrikanischen und indischen Steppengebieten weit verbreitete Balanites aegyptiaca, ein kleiner rundkroniger, stark bestachelter Baum aus der Familie der Zygophyllazeen, auch manche Ficus-Arten. Ein ähnliches Verhalten zeigen an sonnigen Standorten die „Kompaßpflanzen", die, wie Lactuca scariola, ja auch bei uns zu beobachten sind.

Abb. 7.
Mangrovebaum (Rhizophora mucronata) mit Stelzenwurzeln, gablig geteilten Luftwurzeln und ± senkrecht stehenden Blättern.
(Aufnahme von Dr. Jensen.)

Andre Pflanzen ersetzen diese Drehung der Blätter um die horizontale Achse (die Mittelrippe) dadurch, daß sich die Blätter, deren Fläche die normale Lage hat, mehr oder weniger steil aufwärts oder abwärts richten, so daß die Strahlen der Mittagssonne die Blattfläche zwar treffen, aber unter spitzem Winkel, wodurch die Gefährlichkeit ihrer Wirkung beseitigt wird. Aufgerichtet sind z. B. die riesigen Blätter der Bananen und des mit ihnen verwandten „Baums der Reisenden" (Ravenala madagascariensis), bei denen auf freien Standorten der Strahlenschutz dadurch noch verstärkt ist, daß die Spreiten zu beiden Seiten der Mittelrippe schlaff senkrecht abwärts hängen, also eine Kombination von Profilstellung und Aufrichtung zeigen (Abb. 5 u. 6). Sehr scharf ausgeprägt ist die Aufrichtung der Blätter bei manchen Mangrovepflanzen (Rhizophora, Avicennia). Erreicht wird sie hier durch eine Aufkrümmung des Stiels (Abb. 7). In ungezwungner Weise tritt die Aufrechtstellung dadurch ein, daß schon das Gezweige

der Bäume steil nach oben strebt, wie bei vielen Sapotazeen und der baumartigen Polygonazee Coccoloba uvifera. Abwärts gekrümmte Blätter kommen bei vielen Monokotylen vor, z. B. den Bambusen, zahlreichen baumförmigen Liliazeen (Abb. 8) und Amaryllidazeen, den auch in Gewächshäusern verbreiteten Arazeengattungen Philodendron, Anthurium, Dieffenbachia in auffälliger Weise auch beim Hirschgeweihfarn, Platycerium (Abb. 9).

Manche Palmen wie Bactris, auch Zykadazeen, erreichen denselben Zweck dadurch, daß an den nicht steil aufstrebenden Blättern die Blatthälften oder -fiedern beiderseits der kräftigen Mittelrippe aufgekippt werden, so daß das ganze Blatt wie ein halb aufgeschlagnes Buch erscheint, im Querschnitt wie eine V-förmige Figur, deren beide Schenkel in der Mittelrippe zusammenstoßen. Bei vielen hängen sie — eine Doppelreihe bildend — schlaff nach unten, so ganz besonders auffällig bei der im indisch-malaiischen Gebiet verbreiteten eleganten Oncosperma filamentosa, auch bei der Kokospalme und zahlreichen andren (Abb. 5). Eine Aufrichtung der Blatthälften kommt auch häufig bei kleineren Blättern dikotyler Pflanzen vor, ferner bei dem an offnen Stellen wachsenden Farn Chrysodium aureum. Schildförmige Blätter, d. h. solche, deren Stiel nicht am Rande der Spreite, sondern auf ihrer unteren Fläche ansetzt — ein Fall, der stets mit handförmiger Nervatur verbunden ist, — bilden einen nach oben sich öffnenden Trichter, was ebenfalls eine Aufrichtung der Blattfläche bedeutet. Johow gibt aus seinen Beobachtungen in Westindien in der Sonne wachsende Begonien als Beispiel an. Sehr deutlich trichterförmig sind die Blätter der Lotospflanze. (Abb. 6).

Abb. 8.
Yucca-Pflanzen mit teils aufgerichteten, teils übergebogenen und senkrecht herabhängenden Blättern. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Derselbe Forscher macht noch auf die Faltungen solcher Blätter aufmerksam, die keine besonders ausgezeichnete Mittelrippe, sondern mehrere annähernd gleichstarke parallele oder strahlige Nerven besitzen. Sie erzielen eine mehr oder minder ausgesprochne Profilstellung oft dadurch, daß das Blatt plissee- oder harmonikaartig in parallele Falten gelegt ist, so zwar, daß die Nervatur die Kanten der einzelnen Falten bildet. Wo nur zwei Faltungen vorhanden sind, wie bei Pandanus, zeigt das Blatt im Querschnitt eine W-förmige Figur. Bei andren, z. B manchen Fächerpalmen (Licuala), den Jugendzuständen vieler Palmen und einzelnen, diesen außerordentlich ähnlichen breitblättrigen Gräsern (Panicum sulcatum und palmifolium), stellt der Blattquerschnitt dagegen eine vielfach gebrochne Linie dar (Abb. 21). Schwendener hat diese Faltungen sicher mit Recht als mechanische Einrichtungen zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen. Daß ihnen aber auch eine Bedeutung im Dienste des Lichtschutzes, durch Erzielung der Profilstellung, zukommt, erkennt man daran, daß die Faltung bei Schattenblättern weiter und flacher (-⁓-), bei Sonnenblättern enger und steiler (⩚) ausgebildet ist. Die Fächerpalmen entfalten ihre Blätter in der Tat in weit geringerem Maße, wenn sie vom direkten Sonnenlicht getroffen werden, als wenn sie im Waldesschatten wachsen. Die den Fächerpalmen ganz ähnlichen, der Familie der Zyklanthazeen angehörenden Carludovica-Arten, die das Flechtmaterial der Panamahüte liefern, haben als ausschließliche Bewohner des tiefen Urwaldschattens immer vollkommen flach entfaltete Fächerblätter.

Noch manche andre Einrichtung zur möglichsten Vermeidung des senkrechten Strahleneinfalls der Mittagssonne auf die Blattfläche könnte angeführt werden. Ob die Aufbeulung und gröbere oder feinere Runzelung der Blätter ebenfalls dazu zu rechnen ist, wie es Johow tut, mag zweifelhaft bleiben. Wiesner spricht die Konkavität der Blätter allerdings als Schutz gegen zu starke Beleuchtungen an. Und Jos. Bergen hat im botanischen Garten der Harvard-Universität Beobachtungen über das Auftreten konkaver Blätter angestellt, die mit Wiesners Erklärungen in vielen Fällen zwar übereinstimmen, in einzelnen ihrer Richtigkeit aber zu widersprechen schienen.

Hatten wir bisher eine feste, vom Sonnenlauf unabhängige Ausgestaltung oder Stellung des Blattes vor uns, so gibt es andrerseits Pflanzen, deren Blätter periodische Bewegungen ausführen, so zwar, daß sie bei zerstreutem Tageslicht oder tiefstehender Sonne horizontal ausgebreitet sind, mit steigender Lichtstärke aber Profilstellung annehmen. Man kann die Erscheinung auch bei uns an der falschen Akazie beobachten, und die Leguminosen überhaupt, die ja gerade in den sonnigen Ebnen der tropischen Länder die arten- und individuenreichsten Pflanzengruppen sind, bedienen sich dieser Einrichtung als Lichtschutz; ebenso auch andre Familien mit gefiederten Blättern, z. B. die Oxalidazeen (Oxalis, Biophytum). Mit steigender Sonnenhöhe klappen die Fiedern allmählich beiderseits der Blattspindeln nach oben oder nach unten, und zwar so weit, daß die Ober- oder Unterseite jedes Fiederpärchens fest aneinander liegt, also die vollkommenste Profilstellung erreicht wird. Daß gleiches Aufrichten auch bei den einfachen, vorn tief eingeschnittnen Blättern der Leguminosengattung Bauhinia vorkommt, hat Johow zuerst beobachtet; eine Tatsache, welche die morphologischen Gründe stützt, die diese Blätter als ein Verwachsungsprodukt eines Fiederblattpaars erweisen. Bei andern Leguminosen, wie zahlreichen Cassia- und Aeschy-

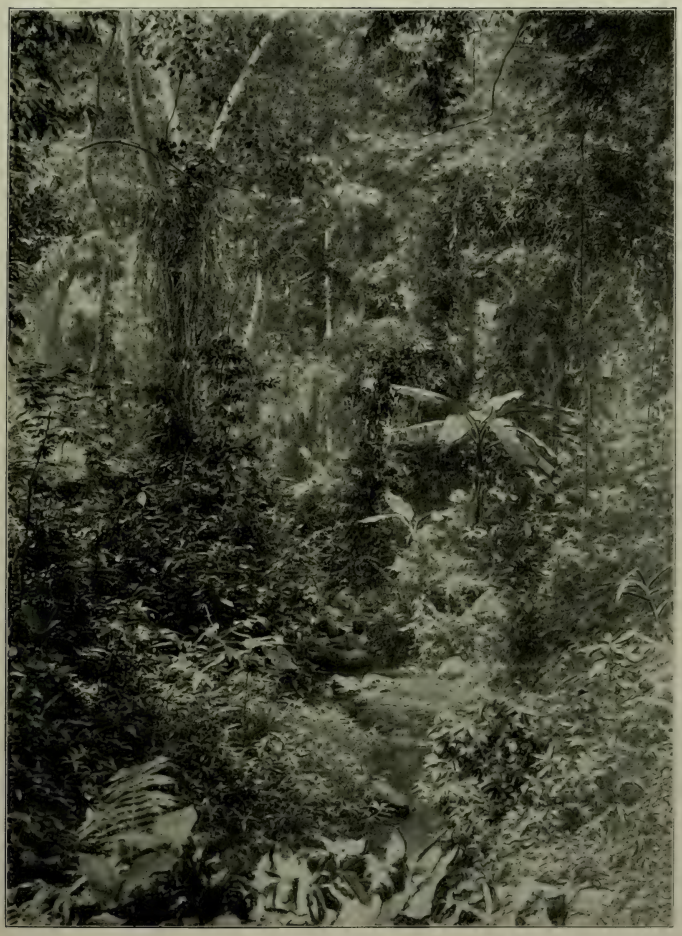
nomene-Arten, krümmt sich der Stiel der Blattfiedern nicht, sondern führt eine Drehung aus, so daß die einzelnen Blättchen in senkrechter Lage hintereinander zu stehen kommen.

Versuche von Ewart und zahlreiche Beobachtungen andrer haben gezeigt, daß Belichtung mit direkten Sonnenstrahlen besonders für die Gewächse schattiger Standorte von Nachteil ist. Nach mehrstündiger Besonnung werden sie, infolge Zerstörung des grünen Farbstoffs, merklich heller, die Assimilation wird dadurch herabgemindert oder hört ganz auf, und viele Blätter gehen, wenn die Einwirkung ein gewisses Maß überschreitet, gänzlich zugrunde. Dabei sind das Erbleichen und die Herabsetzung der Assimilation nicht notwendig aneinander gebunden; beim Erholen der Blätter, wenn die Pflanzen in den Schatten zurückgebracht werden, hebt sich die Assimilation oft schon, bevor ein Dunklerwerden des Grüns zu bemerken ist. Damit wird von den Biologen eine Erscheinung in Zusammenhang gebracht, die gerade bei der tropischen Schattenvegetation nicht selten zu beobachten ist, nämlich die Rotfärbung von Blättern, besonders in ihrem Jugendstadium. Weevers gibt z. B. aus Java 52 wilde und kultivierte Pflanzenarten an, deren junge Laubblätter rötlich, rot oder braun gefärbt sind. Diese Farbe ist durch die gleichen Stoffe bedingt, die auch in den roten Blüten auftreten, und die man, da sie jedenfalls sehr nahe verwandt sind, mit dem gemeinsamen Namen Antozyan belegt hat. Sie sind in dem die Zellhöhlungen füllenden Saft gelöst enthalten und erscheinen rot, wenn der Zellsaft sauer reagiert, blau, wenn er alkalisch ist. Da in Blättern der Farbstoff fast immer in der roten Modifikation auftritt, wird er von Stahl hier Erythrophyll, Blattrot, genannt. Gewöhnlich ist er auf die unter sich zusammenhängenden Zellen, die das Gewebe der Blattspreite bilden, beschränkt, bei den jungen Blättern einiger Pflanzen findet er sich aber auch in Haaren.

Diesem Farbstoff wird die Aufgabe zugeschrieben, wie ein Lichtschirm die teilweise oder gänzliche Zerstörung des in den Chlorophyllkörnern enthaltnen Blattgrüns zu verhindern und so zur Vermeidung von Assimilationsstörungen zu dienen, denen tropische Schattenpflanzen verfallen, wenn sie zufällig einer längeren intensiven Beleuchtung ausgesetzt sind. Jedem Tropenreisenden muß es auffallen, daß man an stark beleuchteten Stellen außerordentlich häufig hellgrüne oder fast weiße Blätter findet. Am auffälligsten tritt dies Verhalten bei der in den Tropen häufig als Zierbaum kultivierten Pisonia alba (Nyktaginazee) hervor. Während das im Innern der Krone, also im Schatten stehende Laub dunkelgrün erscheint, nimmt es im Umfang der Krone, wo es der direkten Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, fast weiße Farbe an. Es zeigt sich nun an Bäumen und Sträuchern, deren junges Laub rot gefärbt ist, daß diese Farbe in schattigen Lagen weniger auffällt als in exponierten. Die dem Licht mehr ausgesetzten Blätter behalten das Rot auch länger als die stärker beschatteten. So sind z. B. die Farne, die an feuchten und schattigen Plätzen wachsen, stets rein grün, während solche, die etwas offnere Stellen lieben, häufig deutliche Rotfärbung aufweisen, wie Blechnum orientale. Nun ist es allerdings eine bemerkenswerte Erscheinung, daß die Belaubung der tropischen Holzvegetation gerade zu Anfang der trüben Regenzeiten einen merklicheren Stich ins Rot zeigt als zu andren Jahreszeiten. Man sollte meinen, daß Erytrophyll, wenn

es zum Lichtschutz bestimmt wäre, in der trockneren Zeit mit ihrem hellen Sonnenschein besonders hervorträte. Da gerade das Junglaub hauptsächlich Rotfärbung aufweist, so wird ihr stärkeres Hervortreten zu Anfang der Regenperiode allerdings erklärlich; denn in dieser Zeit gerade erzeugen die meisten Holzgewächse junges Laub. Und Ewart macht darauf aufmerksam, daß in den Tropen während der Regenzeit der Himmel durchaus nicht ständig umwölkt sei; daß die Regengüsse sich nur zeitweilig, meist zu bestimmten Stunden des Tages, ergießen oder, wie in Kamerun, auf die Nachtzeit zusammengedrängt sind, und zwischen ihnen die Sonne vom heitersten Himmel strahlt.

Merkwürdigerweise findet sich in vielen Fällen das Erythrophyll aber nicht an der Oberseite der Blätter, die doch hauptsächlich der Bestrahlung ausgesetzt ist, sondern nur ihre Unterseiten sind rot gefärbt. Ewart, in neuer Zeit der Hauptverfechter der Lichtschutztheorie des Blattrots, wendet ein, daß die jungen Blätter solcher Pflanzen vielfach gerade die Unterseite dem Lichte zukehren infolge Einrollung (Musa, Szitamineen) oder Aufrichtung (Mimosa pudica, Uncaria sclerophylla). Gegen die Richtigkeit der Lichtschutztheorie, die schon früher von Kny und Körner vertreten wurde, sind aber noch erheblichere Bedenken geltend gemacht worden. Stahl wendet, auf Versuche von Engelmann gestützt, ein, daß Blattrot für das Chlorophyll recht ungeeignet als Lichtschirm sei, da seine Lichtabsorption ziemlich komplementär zu der des Blattgrüns ist, d. h. alle jene Strahlen durchläßt, die vom Chlorophyll bei der Assimilation verschluckt werden, während das Blattrot die vom Blattgrün durchgelassnen Strahlen sehr stark speichert. Schädlich können dem Chlorophyll aber natürlich nur die von ihm verschluckten Strahlen werden. Engelmann hat nämlich gezeigt, daß das Blattrot etwa 90 % der Orangestrahlen hindurchläßt, die für die Assimilation die wertvollsten sind; ferner 50 % der blauen Strahlen, die vom Chlorophyll ebenfalls stark absorbiert werden. Daher die Tatsache, daß die als Blutbuche, Bluthasel, Blutberberitze usw. bezeichneten Abarten ebenso kräftig gedeihen, wie die grünen Formen dieser Gewächse. Dagegen hält das Blattrot 90—70 % solcher Strahlen zurück, die vom Blattgrün fast restlos durchgelassen werden, ihm also nicht schaden können, nämlich Grün und Gelb. Dazu kommen Beobachtungen, die einen Lichtschutz des Chlorophylls in dem rotgefärbten Junglaub, in vielen Fällen wenigstens, ganz überflüssig erscheinen lassen. Nach vielfachen Untersuchungen ist in diesem Stadium häufig überhaupt noch kein Chlorophyll nachweisbar, sondern es entwickelt sich erst mit dem Verschwinden der roten Färbung. Das bezieht sich vor allem auf die sogenannten „Hängeblätter", auf die im nächsten Abschnitt noch hinzuweisen sein wird. Weevers hat einige solcher Fälle genauer untersucht. Bei Mesua ferrea, einem auch seines Holzes wegen kultivierten Zierbaum aus der Familie der Guttiferen, sind die jungen Blätter schlaff, hängend und weißlich-gelb. Sehr bald entwickelt sich das Blattrot, doch ist Chlorophyll überhaupt noch nicht oder nur in Spuren vorhanden; erst wenn die Blätter steifer werden, fängt seine Bildung an, zugleich aber schwindet das Rot. Dieselben Verhältnisse finden sich bei andren Pflanzen wieder, z. B. Manilloa gemmipara und einer Rourea-Art. Hier könnte aber die Erklärung von Pick zutreffen, der dem Blattrot zwar auch eine Schutzwirkung zuschreibt, aber nicht zu Gunsten des Chlorophylls, sondern gewisser als Enzyme bezeichneter Stoffe, die zur Stärkewanderung, wie sie bei Wachstumsvorgängen lebhaft stattfindet, in Beziehung



Urwaldszenerie aus der Kameschlucht (Togo)

(Nach einer Original-Aufnahme)

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

stehen. Denn die jungen Blätter, in denen der rote Farbstoff auftritt, sind in kräftigem Wachstum begriffen, nehmen die dazu nötigen Stoffe aber nicht aus eigner Assimilation, die ja infolge des Chlorophyllmangels noch fehlt, sondern erhalten sie zugeleitet. In allen Fällen kann man das Blattrot als Enzymschutz aber auch nicht deuten. So sind bei Dryobalanops aromatica, der Stammpflanze des Borneokampfers, die jungen Blätter zwar rot gefärbt, aber mit Ausnahme der Blattnerven, in denen die Stärkewanderung vor sich geht. Ferner gibt es auch Blätter, wie bei Parinarium- und Cynometra-Arten, die in der ersten Jugend fast weiß sind, ohne Chlorophyll, aber auch ohne Blattrot.

Abb. 9.
Hirschhornfarn (Platycerium Willinkii) mit aufrechten Nischenblättern und herabhängenden Laubblättern.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Die Lichtschutztheorie des Blattrots kann aber auch, wie Ewart zugibt, die sonstigen Fälle nicht alle erklären, so z. B. den, daß Begonien, die im tiefsten Urwaldschatten wachsen und ihre Blätter stets in horizontaler Lage tragen, gerade auf der Unterseite der Blätter, die dem Lichte also niemals unmittelbar ausgesetzt ist, das ganze Leben lang und sogar oft sehr dunkel rot gefärbt sind. Diese Erscheinung ist durchaus nicht auf Begonien beschränkt. Wer im Urwald Pflanzen gesammelt hat, könnte eine große Anzahl Beispiele anführen. Nicht überall ist die rote Farbe über die ganze untere Fläche der Blätter ausgebreitet, sondern sie tritt nur stellenweise in größeren oder kleineren Flecken auf, häufig allerdings auch auf der Oberseite. Doch auch in diesem Falle wird man von Schutzwirkung kaum sprechen können. Denn wenn zuweilen Sonnenstrahlen auch bis auf den Urwaldboden gelangen, so wird infolge des Fortschreitens der Sonne doch selten ein und dieselbe Bodenstelle längere Zeit beschienen werden, so daß es bis zu Schädigungen durch die Strahlung wohl kaum jemals kommt.

Stahl gibt daher für das Auftreten des Anthozyans in Blättern eine andre Deutung, die, obwohl sie mit dem Licht unmittelbar nichts mehr zu thun hat, sondern erst in den folgenden Abschnitt gehört, hier gleich angefügt sei. Den Ausgangspunkt

bildet folgende Beobachtung Kerners. Zwei in alpiner Höhe (2200 m) ausgesäte Pflanzenarten verhielten sich sehr verschieden. Satureja hortensis, das Garten-Bohnenkraut, nahm unter dem Einfluß des intensiven Lichtes eine rote Färbung der Vegetationsorgane an und kam zu kräftiger Entwicklung, gelangte zur Blüte und brachte keimfähige Samen. Linum usitatissimum, der Flachs, der offenbar nicht die Fähigkeit hat, Blattrot zu bilden, zeigte ein kümmerliches, blaßgrünes Aussehen und starb noch vor Entwicklung der Blüten ab. Den Grund des so auffallend verschiednen Gedeihens sucht v. Kerner darin, daß der Lein sich nicht gegen das intensive Hochalpenlicht zu schützen vermag wie Satureja, die in dem roten Farbstoff der Oberhautzellen einen wirksamen, die Zerstörung des Chlorophylls verhindernden Lichtschirm besitzen soll.

Stahl gründet seine abweichende Erklärung dieses auffallend verschiednen Verhaltens auf eigne Versuche, durch die er nachwies, daß dem Blattrot die Eigenschaft einer kräftigen Wärmespeicherung zukomme. „Die im Alpenklima sich rötenden Pflanzen gedeihen besser als diejenigen, bei welchen die Blattrotbildung unterbleibt, nicht weil sie durch den Farbstoff gegen die schädigende Wirkung der Sonnenstrahlen geschützt sind, sondern im Gegenteil, weil sie durch ihn befähigt sind, sich die Strahlung in höherem Grade nutzbar zu machen. Die geröteten Blätter und Stengel nehmen bei der kräftigen Beleuchtung der alpinen Höhen eine höhere Temperatur an, als die grünen, ein Umstand, der allen Kraft- und Stoffwechselvorgängen zugute kommt" und eine üppigere Entwicklung mit sich bringt. Daß diese den Stoffwechsel und die Stoffwanderung durch Temperaturerhöhung im Pflanzenkörper fördernde Wirkung häufig der Grund für Rotfärbung ist, dafür bringt Stahl noch manches andre treffende Beispiel: Das häufige Vorkommen des Erythrophylls bei extrafloralen Nektarien mit ihren kräftigen Stoffwechselvorgängen; die intensive Rotfärbung der Narben windblütiger Pflanzen, die im ersten Frühjahr blühen; die Dunkelfärbung bei Moosen und Flechten des Hochgebirges und der Arktis.

Diese Ansicht aber, daß das Blattrot als wärmeaufsaugendes Mittel fördernd auf die Stoffbildung einwirke, läßt sich kaum für Pflanzen vertreten, die stets von einer gleichmäßig warmen Luft umgeben sind. Stahl schreibt deshalb bei den Tropenpflanzen der Buntheit der Blätter noch eine andre Aufgabe zu. Schon aus der Tatsache, daß solche Pflanzen ihre Heimat an den feuchtesten Standorten der feuchtwarmen Erdstriche haben, läßt sich vermuten, daß in der Buntheit der Blattspreiten eine Einrichtung zur Hebung der Verdunstung zu suchen sei. Die Hebung findet dadurch statt, daß in den mit Blattrot erfüllten Geweben eine über die Temperatur der umgebenden Luft hinaus erheblich gesteigerte Erwärmung eintritt. Daraus, daß gerade das an der Unterseite der Blätter liegende „Schwammparenchym" mit seinen weiten lufthaltigen Zwischenzellräumen hervorragenden Anteil an der Verdunstungsgröße hat, wird es auch verständlich, daß Rotfärbung so häufig und ausgedehnt auf der Blattunterseite auftritt. Dem zeitweiligen Vorkommen von Blattrot in jugendlichen Pflanzenteilen, vornehmlich jungen Blättern, schreibt Stahl denselben Zweck zu. Aus den angeführten Darlegungen und Beispielen wird man den Schluß ziehen müssen, daß das Anthozyan in Laubblättern nicht in allen Fällen eine und dieselbe biologische Aufgabe zu erfüllen hat.

Bei dieser Gelegenheit sei noch einer andern, sehr eigenartigen Beschaffenheit der Blätter vieler Schattenpflanzen gedacht, da sie offenbar mit den Beleuchtungsverhältnissen des Standorts im Zusammenhang steht, des Blauglanzes. Auch in unsern Breiten kann man an schattigen Plätzen bei den Vertretern der verschiedensten Pflanzenfamilien bemerken, daß auf den Blättern ein metallisches Glänzen wie das von blau angelaufnem Stahl liegt. Der schwarze Holunder, das Pfaffenhütchen, der Weißdorn, Brombeer- und Braunwurzarten, der Günsel, das Bingelkraut und manche andre sind Beispiele dafür. Viel verbreiteter und von besondrer Stärke zeigt sich die Erscheinung bei der Bodenvegetation des tropischen Urwaldes. Bei einer Anzahl von Elatostema- und Strobilanthes-Arten, bei Pentas carnea, vorzüglich aber bei Selaginellen läßt sich der Blauglanz auch in unsern Warmhäusern beobachten. Auch Farne weisen ihn auf, wie Trichomanes Leprieurii und andre. Durch ein besonders tiefes glänzendes Blau fällt die in schattigen Wäldern Ceylons wachsende Gymnopteris metallica auf.

Beantworten wir zunächst die Frage nach dem Zustandekommen des Blauglanzes! Es handelt sich dabei um die Erscheinung des sogenannten „trüben Mediums". Darunter versteht man ein Gemenge zweier oder mehrerer durchsichtiger Materien von solcher Innigkeit, daß man die einzelnen Teilchen der verschiednen Stoffe wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit nicht mehr von einander unterscheiden kann. Solche trüben Medien erscheinen vor einem dunklen Hintergrunde je nach der Dicke der Schicht blau oder bläulich, weil durch zerstreuende Reflexion die blauen und violetten Strahlen zurückgeworfen werden. Auf solche Weise kommt die Farbe des Himmels, des blauen Rauches zustande; auch die von dünnen Emulsionen, wie z. B. einer alkoholischen Mastixlösung in Wasser. Genau dieselbe Erscheinung ist nach Gentner, der in neuster Zeit eingehende Untersuchungen darüber angestellt hat, der auf den Blättern von Schattenpflanzen auftretende Blauschimmer. Das trübe Medium wird bei ihnen geschaffen durch Kutinkörnchen, die in die Zelluloseпartien der äußeren Epidermiswand eingelagert sind und ein von dieser verschiednes Lichtbrechungsvermögen besitzen. Statt der Körnchen sind es zuweilen auch zarte streifen- oder riefenförmige Verdickungen, die die Epidermiswände durchziehen. Den dunklen Hintergrund bildet die tieferliegende Schicht des Chlorophylls, das ja gerade bei Schattenpflanzen oft durch sehr dunkle, zuweilen fast schwarzgrüne Färbung ausgezeichnet ist.

Daß es sich bei der Ausbildung des Blauglanzes auf den Blättern der Schattenpflanzen um eine Anpassung an den Standort handelt, ist klar. Dafür spricht der Umstand, daß der Blauglanz bei den Schattenpflanzen der verschiedensten verwandtschaftlichen Gruppen eine ganz regelmäßige Erscheinung ist. Nach Gentner wirkt das trübe Medium in der Epidermiswand als Filter, das die blauen und violetten Strahlen ganz oder teilweise zurückhält, die Strahlengruppen von Rot bis Gelb aber, die dem Assimilationsvorgang dienen, in besonders reichem Maße nach dem Blattinnern durchlasse. Dadurch werde eine besonders gute Ausnutzung des wenigen Lichtes gewährleistet, das den Gewächsen schattiger Standorte, zumal im tropischen Urwald zur Verfügung steht.

Diese Erklärung ist kaum als richtig anzusehen, wenn man bedenkt, daß die bei der Assimilation nicht verwendeten Strahlen aus der Unterseite des Blattes einfach

wieder austreten, die vom Blattgrün festgehaltnen Strahlen also in keiner Weise in ihrer Wirkung behindern. Zudem ist es gar nicht richtig, daß die gelben Strahlen in besondrem Maße der Assimilation dienen, die blauen und violetten aber nicht. Nach den von Reinke gegebnen Abbildungen und den Versuchen von Engelmann zeigt das Spektrum des Chlorophylls im Gelb nicht die geringsten Absorptionsbänder, sehr dunkle dagegen außer im Rot und Orange gerade im Violett und Blau. Gentners biologische Deutung des Blauglanzes erscheint danach also nicht stichhaltig, und eine ausreichende Erklärung dieser Erscheinung fehlt vor der Hand noch.

Bisher haben wir die Lichtverhältnisse betrachtet, welche die Tropengebiete mit üppiger Vegetation beherrschen. Aber nicht auf diese fällt die höchste Lichtstärke und die größte Lichtmenge; vielmehr werden sie in offnen Gegenden mit spärlichem Pflanzenwuchs beobachtet. In solchen lichtstarken Gebieten überwiegt die Kraft des direkten Sonnenlichtes jene des den Gewächsen im allgemeinen viel zuträglicheren zerstreuten Tageslichts in solchem Maße, daß die hier lebenden Pflanzen sich in ganz auffälliger Weise gegen die Stärke der Besonnung wehren müssen. Dabei weisen sie gegen die Riesengestalten feuchtwarmer Gebiete meist geringe Größe auf und nehmen nur wenig an Substanz zu; ein Zeichen, daß die oben besprochne wachstumsfördernde Wirkung der Wärme durch andre ungünstige Verhältnisse, wie überstarkes Licht und — es sei gleich hinzugefügt — große Trockenheit, aufgehoben werden kann.

Das gründlichste Mittel, diese Schädigungen zu vermeiden, besteht darin, daß die Pflanzen, wie bei uns zur Winterszeit, ihre oberirdischen Vegetationsorgane einziehen und durch ausdauernde Wurzelstöcke, Knollen, Zwiebeln und dergleichen nur ein unterirdisches Leben führen. Manche erscheinen auch zur Zeit des Wachstums mit ihren assimilierenden Organen kaum an der Oberfläche, sondern entwickeln sie im Sande oder zwischen Steinen, so daß nur die Spitzen der Blätter sichtbar sind. Selbst zur Blütezeit ist von dem grünen Gewebe häufig nichts zu sehen. Dadurch wird der Bestrahlungsschutz in sehr vollkommener Weise erreicht. Da das Chlorophyll zur Assimilation aber eine gewisse Menge Licht braucht, sind hier ganz eigenartige Einrichtungen getroffen, die Marloth erst jüngst bei einigen Vertretern der südafrikanischen Flora, mehreren Mesembrianthemum-Arten, einer Haworthia und einer Bulbine, beschrieben hat. Die Pflanzen bilden meist nicht sehr umfangreiche Rosetten, die, wie gesagt, ganz im Boden verborgen sind. Nur die stumpfen oder flach abgestutzten Enden der Blätter ragen hervor. Doch besitzen sie hier kein Chlorophyll, sondern nur eine runde, glashelle Gewebepartie, durch die das Licht in das Innere des dicken Blattes eindringt und so in gedämpfter Form zu dem die Seiten des Blattes auskleidenden Chlorophyll gelangt. Marloth spricht in sehr bezeichnender Weise von „Pflanzen mit Fenster-Blättern".

Von den Gewächsen, die sich nicht so verborgen halten, sondern höher über den Erdboden erheben, werden die mannigfaltigsten Mittel als Lichtschutz zur Anwendung gebracht. Eins davon liegt in anatomischen Verhältnissen des Blattbaus, fällt äußerlich also nicht ins Auge. Der anatomische Normalbau eines horizontal ausgebreiteten Blattes ist folgender. Das Blatt wird oben und unten durch eine gewöhnlich einschichtige Zelllage — Oberhaut, Epidermis — abgeschlossen. An die

obere Epidermis legen sich, senkrecht zu ihr gestellt, kurz röhrenförmige Zellen an, die eine zusammenhängende Schicht, das Palisadenparenchym, bilden. Den Zwischenraum zwischen dieser und der unteren Epidermis füllt ein Gewebe aus, das aus mehreren Lagen annähernd kugel- oder sackförmiger Zellen besteht, mit weiten Zwischenzellräumen, das „Schwammparenchym". Da wir die Oberseite des Blattes als seine Lichtseite ansehen müssen, so ist es wahrscheinlich, daß die eigenartige Form des Palisadenparenchyms mit besonderen Lichtverhältnissen zusammenhängt. Das ist, wie die vor mehr als 50 Jahren veröffentlichten Beobachtungen Böhms an Krassulazeenblättern gezeigt haben, tatsächlich der Fall. Dieser Forscher beobachtete ein Erbleichen der Blätter bei kräftiger Beleuchtung. Die anatomische Untersuchung ergab, daß dieses Erbleichen in einer Lageveränderung der Chlorophyllkörner begründet ist. Von linsenförmiger Gestalt, kehren sie der Blattoberfläche bei mäßiger Beleuchtung die Breitseite zu. Steigt die Lichtintensität, so legen sie sich mit der flachen Seite an die Längswände der Palisadenzellen, nehmen also zur Blattoberfläche die Profilstellung ein, in der sie natürlich erheblich weniger den Lichtstrahlen ausgesetzt sind. Das ganze Blatt bekommt dadurch, wie leicht einzusehen, einen helleren Farbenton. Noch gesteigert werden kann das Erbleichen durch die früher schon erwähnte Zerstörung des grünen Farbstoffs im intensiven Licht.

Ein häufig benutztes Mittel zur Vermeidung überstarker Bestrahlung ist die Einstellung der Blätter in den Schatten andrer Organe, wie älterer vertrockneter Laubblätter, Nebenblätter, die besonders als Lichtschutz jugendlicher Laubblätter in Betracht kommen und später abfallen. Die Nebenblätter können aber auch dünnhäutig sein, die Laubblätter an Länge überragen und dann für immer stehen bleiben, wie es Marloth bei einigen südafrikanischen Anacampseros-Arten beschreibt. Beim dichten Zusammendrängen der Sprosse zu Polstern oder Rasenwuchs, wie ihn viele Hochgebirgspflanzen bei uns, aber auch zahlreiche Wüstengewächse aufweisen, kommt ebenfalls eine gegenseitige Beschattung zustande.

Von der immerwährenden oder durch periodische Bewegungen erreichten Profilstellung der Blätter war oben schon die Rede, ebenso von Faltung, Aufbauchung, Runzelung. Hier sei noch der Einrollung nach oben gedacht, durch welche die Blattunterseite dem Lichte ausgesetzt wird. Sie hat nur dann einen Zweck, wenn die Blätter unten stärker behaart sind und tritt in diesem Fall recht häufig in die Erscheinung. Eins der vorzüglichsten Beispiele, das ich auf meinen Reisen beobachten konnte, bilden die Zingiberazeen. Öfter habe ich an Waldwegen, als einem bevorzugten Standort dieser Pflanzen, gefunden, daß sie auf der schattigen Seite mit flach ausgebreiteten Blättern dastanden, an der besonnten mit gänzlich eingerollten, so daß die grau behaarte Unterseite ins Licht kam. Der Gegensatz erscheint sogar zwischen den beiden Blattzeilen ein und desselben Stengels, wenn man die eine Hälfte beschattet.

Sind die Blätter einer Pflanze auch auf der Oberseite mit einem Haarfilz bedeckt, so bedürfen sie des Einrollens nicht erst. Der Haarfilz wirkt, worauf Wiesner zuerst aufmerksam gemacht hat, als Lichtdämpfer, indem er den größten Teil der auftreffenden Strahlen zerstreut und zurückwirft. Die Wüsten- und Steppenfloren weisen oft behaarte Gewächse so zahlreich auf, daß der Farbeneindruck der Vegetation in der Gesamtheit mehr grau als grün erscheint.

Dieser graue Ton kann auch in Wachsüberzügen seine Ursache haben, die als zusammenhängende dünne Schicht die Vegetationsorgane bedecken und wie ein Reif erscheinen. Der bläuliche, leicht abwischbare Reif der Pflaumenfrucht gibt uns die beste Anschauung von dieser Einrichtung. Die meisten Fettpflanzen tragen einen solchen Wachsüberzug, der in ganz ähnlicher Weise lichtreflektierend wirkt wie eine Haarbekleidung.

Hellfleckigkeit der Blätter erzielt dieselbe Wirkung. Sie wird hervorgerufen durch Chlorophyllmangel in größeren oder kleineren Partien des Blattgewebes, oft auch durch Lufträume, die zwischen der Epidermis und der obersten Parenchymlage eingeschaltet sind. Solche „panaschierten" Blätter (folia variegata) treten in den Gattungen Aloe, Sanseviera, Mesembrianthemum auf, vor allem aber bei den amerikanischen Bromeliazeen.

Sehr auffällig sind in den Tropen die Glanzlichter, die von den Kronen der Bäume widerstrahlen. Sie kommen durch die stark glänzende Oberhaut der Blätter zustande, die häufig so glatt wie poliert erscheint, zuweilen aber noch durch einen besonderen Harzüberzug geradezu an Lackierung erinnert. Schon durch seinen Namen weist auf diese Eigenschaft ein an den Gestaden des Indischen Ozeans weitverbreiteter Strauch aus der Familie der Sapindazeen hin, Dodonaea vicosa. Krause fand einen lackartig glänzenden, von Drüsenzotten ausgeschiednen Harzüberzug bei allen Arten der Rubiazeen-Gattung Gardenia, bei den Steppenformen stärker, bei Urwaldformen schwächer, und Volkens führt zahlreiche Beispiele von Wüstenpflanzen aus den verschiedensten Familien hierfür an.

Eine große Anzahl von Pflanzen entwickelt in oberflächlich gelegnen Drüsenorganen ätherische Öle. Durch ihre Verdunstung entsteht eine Hülle von Öldämpfen, die höchst wahrscheinlich einen wirksamen Licht-, noch mehr aber wohl Wärmeschutz bildet. Tyndall hat durch Versuche nachgewiesen, daß eine mit solchen Öldämpfen gesättigte Luftschicht die Wärmestrahlen der Sonne viel stärker absorbiert, d. h. in viel geringerem Maße durchläßt als reine Luft. So könnte jenen ölhaltigen Pflanzen, die gerade in den heißesten Gegenden reich vertreten sind, wie Labiaten, Umbelliferen, Geraniazeen, Rutazeen, Kompositen, wohl ein Vorteil in dem Streben nach Licht- und Wärmeschutz erwachsen. Dagegen hat man eingewendet, daß die Sekretionstätigkeit dieser Gewächse nicht bei stärkster Hitze am größten ist, sondern bei feuchtem Wetter, zu einer Zeit also, die das Auftreten von Schnecken und andren Tieren begünstigt. Detto hat denn auch die biologische Bedeutung der ätherischen Öle für die Pflanze in dem Schutz gegen Tierschädigungen zu finden geglaubt. Eine Vermittlung dieser Ansichten erscheint nicht ausgeschlossen. Die Pflanzen mögen bei nassem Wetter das Öl am lebhaftesten erzeugen und, solange es sich in den Behältern befindet, durch seine den Tieren widerlichen Eigenschaften geschützt sein; das kräftigste Verdampfen wird doch wohl in der Sonnenwärme stattfinden. Auf eine andre, erst in neuster Zeit von Giglioli durch Versuche festgestellte Bedeutung der ätherischen Öle für die Pflanzen wird später zurückzukommen sein.

Merkwürdig ist, daß Anthozyan in den vegetativen Teilen der Steppen- und Wüstengewächse sehr selten auftritt. Wenn es einen wirksamen Lichtschutz bilden könnte, so wäre doch hier ein weites Feld für seine Verwendung gegeben.

c. Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit.

Das Eintreten der Regenzeit ist das wichtigste Ereignis im Ablauf des Tropenjahres. Es hängt zusammen mit dem Aufhören der aus kühleren Erdgegenden dem Äquator zuströmenden, trocknen Passatwinde und dem Einsetzen des Sommermonsuns. Der Eintritt der Regenzeit folgt im allgemeinen dem höchsten Sonnenstande. Die Tropenregen sind Sommerregen. Sie fallen aber darum doch nicht überall in der heißesten Jahreszeit, weil infolge der durch die Bewölkung geschwächten Sonnenstrahlung und infolge der Verdunstung aus dem durchfeuchteten Erdboden die Temperatur zu sinken beginnt. In manchen Tropenländern wird deshalb die Regenzeit geradezu als der Winter bezeichnet, als Zeit schlechten Wetters und mangelnden Sonnenscheins. Die eben ausgesprochne Regel der tropischen Regenzeiten unterliegt aber manchen Ausnahmen, und, im einzelnen betrachtet, ist die Mannigfaltigkeit der Regenverhältnisse unter den Tropen kaum geringer als in höheren Breiten.

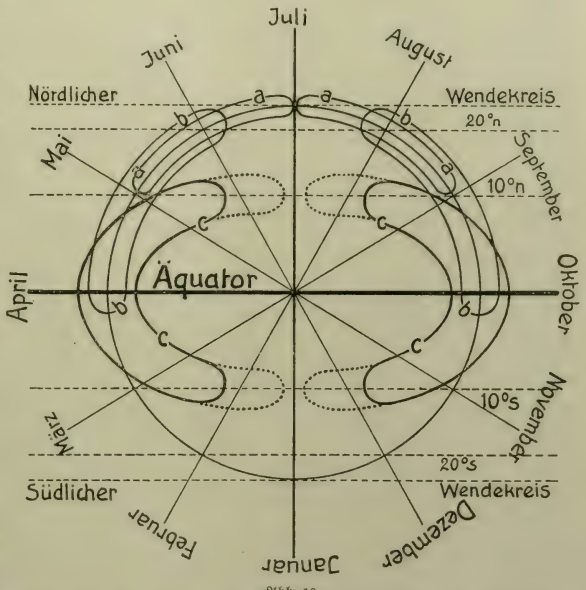


Abb. 10.
Schematische Darstellung der Verteilung der tropischen Regen- und Trockenzeiten, nur für die nördliche Äquatorialzone ausgeführt. — Über die Buchstaben a, b, c vergl. Text S. 271, 272.

Die tropischen Regen folgen dem Zenitstande der Sonne, den sie am Äquator zweimal jährlich, im Zeitabstand eines halben Jahres, erreicht. Auch bis zu einer gewissen Entfernung beiderseits des Äquators liegen zwischen den beiden Zenitständen der Sonne noch zwei annähernd gleichlange Zeiträume. In diesen Breiten müßten sich deshalb zwei Regenzeiten im Jahre bemerkbar machen (Abb. 10 bei c). In der Tat ist dies der Fall über den äquatorialen Teilen der Kontinente von Afrika und Südamerika; auch in den Monsungebieten des Indischen Ozeans und in Westindien fehlt eine Andeutung dieser Verhältnisse nicht gänzlich. An andren Stellen aber werden sie durchbrochen: es läuft kein zusammenhängender äquatorialer Gürtel mit doppelter Regenzeit im Jahre um die ganze Erde herum. Denn das Eintreten des Regens beim Zenitstand der Sonne ist nur die Folge von der stärkeren Erwärmung und Auflockerung und dem dadurch bedingten Aufsteigen der Luftschichten, die dem Erdboden nahe sind. Da bei der früher besprochnen Gleich-

mäßigkeit der Tropentemperatur ihre Erhöhung zur Zeit des Zenitstandes der Sonne nur schwach ist, so erscheint es begreiflich, daß geringfügige lokale Einflüße sekundärer Art das Auftreten doppelter Regenzeiten leicht verwischen können.

An den Wendekreisen erreicht die Sonne den Zenitstand nur noch einmal im Jahre. Oder wir können es auch so ausdrücken, daß an den Wendekreisen die beiden Zenitstände der Sonne in denselben Zeitpunkt zusammenfallen, also im Kreislauf des Jahres nach der einen Seite durch einen Zeitraum von 12 Monaten, nach der andern durch einen Zeitraum, der gleich Null ist, getrennt werden. Hier wird sich also nur eine einmalige Regenzeit einstellen, die jedesmal von der folgenden des nächsten Jahres durch eine lange Trockenperiode getrennt ist (Abb. 10 bei a).

Von den Wendekreisen nach dem Äquator zu rücken die beiden jährlichen Zenitstände der Sonne allmählich immer weiter auseinander. Die an jeden von ihnen sich anschließenden Regenzeiten werden nach der Seite des kürzeren Zwischenzeitraums zunächst noch verschmelzen und eine einzige Regenperiode bilden. Werden die Intervalle in der Nähe des Äquators gleichmäßiger lang und erreichen endlich über dem Gleicher selbst die Länge von 6 Monaten, so tritt eben, wenn keine lokalen Störungen vorhanden sind, der Fall einer doppelten jährlichen Regen- und Trockenzeit ein. Um den Äquator herum werden beide Trockenzeiten häufig gleich lang sein, während sich nach den Wendekreisen zu eine „kleine" und eine „große" Trockenperiode einstellt (Abb. 10 bei b). In manchen Gegenden der Erde erfolgt nun eine Ausdehnung der beiden, im gleichmäßigen Abstande eines halben Jahres sich einstellenden Regenzeiten nach beiden Seiten hin, so daß die zwischen ihnen liegenden Trockenzeiten immer mehr verkürzt werden und fast ganz verschwinden können (Abb. 10, die punktierte Verlängerung von c). Dann ergibt sich ein immerfeuchtes äquatoriales Gebiet ohne ausgeprägte Trockenzeiten: ein positives Dauergebiet der Niederschläge. Andrerseits kann in der Nähe der Wendekreise die einmalige Regenzeit durch besondre Verhältnisse derartig gekürzt und geschwächt werden, daß sie fast gar nicht mehr in die Erscheinung tritt und alle Monate des Jahres von mehr oder minder gleichstarker Trockenheit beherrscht werden. Wir sprechen in diesem Falle von einem negativen Dauergebiet der Niederschläge.

Eine weitere Ursache tropischer Regen, die an Stelle der normalen Regenzeit oder auch neben ihr auftreten können, sind konstante Passatströmungen oder auch andre konstante Winde, die an Gebirgshängen aufsteigen. Der Passat ist an sich ein verhältnismäßig trockner Wind, weil er Luft aus höheren, kühleren in niedere, wärmere Breiten führt, wobei seine Dampfkapazität zunimmt. Der absolute Wasserdampfgehalt der Passate ist jedoch fast überall sehr groß. Eine geringe Abkühlung genügt deshalb, um den Passat in einen Regenwind zu verwandeln, und diese Abkühlung stellt sich überall da ein, wo dem Winde ein ansteigendes Land in den Weg tritt und ihn zum Aufsteigen nötigt. Solche Winde heißen „Steigungswinde", die aus ihnen sich ergebenden Niederschläge „Steigungsregen". Da nun der Passat mit großer Beständigkeit weht, so gibt er Veranlassung zu anhaltender und reichlicher Befeuchtung jener gebirgigen Küsten, die sich ihm entgegenstellen, so an der Ostseite der tropisch-südamerikanischen Anden. Auf dieses Auftreten des Passats als Regenwind ist nach Hann die bemerkenswerte Wahrnehmung zurückzuführen, daß die höheren tropischen Inseln und Küsten eine feuchte Ostseite und eine trockne Westseite haben.

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Malaiische Flußlandschaft

(Nach einer käuflichen Photographie)

Auffallende Beispiele hierfür bieten die Sandwichinseln, viele westindische Inseln, die Küsten Mittelamerikas, die Philippinen, Madagaskar.

Die Steigungsregen fallen gleichmäßig, nach Art unsrer Landregen und nässen Tag und Nacht, die Niederschläge der normalen Regenperiode dagegen treten gewöhnlich um die Zeit des täglichen Wärmemaximums und deshalb als plötzliche, meist sehr schwere Güsse auf. Nach der herrschenden Meinung ist die Gewalt der Tropenregen so groß, daß Beschädigungen der Gewächse durch sie zu den gewöhnlichen Vorkommnissen im Pflanzenleben der Tropenwelt gehören. Auf Grund eigner Beobachtungen haben sich die berufensten Botaniker, wie Stahl, Jungner, Haberlandt, in diesem Sinne ausgesprochen. Doch beruht ihre Annahme lediglich auf dem Augenschein. Erst Wiesner hat äußerst geistreiche und interessante Beobachtungen und Versuche über die Wirkungen des tropischen Regens angestellt und ist zu ganz andern Ergebnissen gelangt. Er fand bei künstlichem Regen für Tropfen, die aus einer Höhe von mehr als 5 m niederfielen, ein Höchstgewicht von 0,2 g. Seine Beobachtungen bei den schwersten tropischen Gewitterregen in Buitenzorg ergaben sogar nur 0,16 g. Hinsichtlich der Fallgeschwindigkeit konnte festgestellt werden, daß Wassertropfen von 0,01 bis 0,25 g Gewicht mit einer annähernd gleichen Geschwindigkeit — etwa 7 m in der Sekunde — niederfallen. Kommen Regentropfen aus einer größeren Höhe als 20 m herab, so wird ihre Fallbeschleunigung durch den Luftwiderstand fast gänzlich aufgehoben. Die lebendige Kraft der fallenden Regentropfen wäre bei einem Gewicht von 0,2 g, das aber in Wahrheit nicht erreicht wird, im Augenblicke des Auftreffens auf die Erde etwa 0,0005 Kilogrammeter, bei 0,16 g Gewicht 0,0004 Kilogrammeter. Um die geringe Wirkung eines Stoßes von 0,0004 Kilogrammeter lebendiger Kraft zu vergegenwärtigen, führt Wiesner an, daß eine Bleikugel von 2 g nach einem Fall aus etwa 20 cm Höhe mit einer solchen ankommt. Die Stöße wiederholen sich auch gar nicht so oft, wie man vermuten möchte. Es fielen bei den stärksten von Wiesner beobachteten tropischen Regengüssen auf eine Fläche von 100 cm^2, selten mehr als sechs schwere Tropfen in der Sekunde, im Durchschnitt weniger. Die relative Größe des Regendrucks ist ebenfalls nur gering. Der stärkste Regendruck in Buitenzorg betrug 9,5 g pro 245 cm^2, d. h. auf 1 cm^2 nur 0,038 g. Vergleichsweise liefert nach Wiesner eine 3 m hoch stehende Brause, deren Tropfenfall eine Pflanze doch wohl kaum ernstlich schädigen kann, einen Druck von etwa 60 g auf 245 cm^2, d. h. 0,24 g auf 1 cm^2. Der stärkste Druck eines natürlichen Regens ist also noch etwa 8 mal geringer.

Die Tropenländer sind, hauptsächlich in den sogenannten Übergangszeiten — von der Regen- zur Trockenperiode und umgekehrt — sehr reich an Gewittern, und zwar an grandiosen Gewittern. Dicke, violette, sekundenlange Blitze können herniederzucken. Nie werde ich den Eindruck vergessen, den ich einmal an der Westküste von Malakka hatte. Eine dichte schwarze Wolkenbank schloß einen glühenden Sonnenuntergang nach oben hin ab und sandte unaufhörlich ihre Blitze in sein Feuer. In Kamerun erlebte ich es, daß der Nachthimmel zwei Stunden lang buchstäblich nicht dunkel wurde. Pechuel-Lösche gibt in seinen Gewitterschilderungen aus Loango an, daß bei einem schweren Wetter 100—150 Blitze in der Minute niedergingen. Doch hat er auch 258, ja einmal sogar 297 Entladungen in demselben Zeitraum gezählt. Zwar zünden oder töten die Blitze sehr selten. Die so häufigen und starken elektrischen

Entladungen bewirken aber, daß das Regenwasser sehr reich ist an salpetriger Säure, was für seinen Einfluß auf die Bodenbeschaffenheit und die Vegetation von großer Bedeutung ist. Die stark zersetzende Wirkung des meteorischen Wassers in den Tropen ist die Ursache der Entstehung des Laterits, jener für diese Breiten so charakteristischen Bodenart.

Die Luftfeuchtigkeit, die im Haushalt der Pflanzen eine entscheidende Bedeutung hat, ist in den tropischen Küstengegenden jahraus jahrein fast gleich hoch, sowohl absolut wie relativ. In den mehr kontinentalen Gebieten der Tropen, wie im Innern Afrikas, Nordaustraliens, ist der jährliche Gang der relativen Feuchtigkeit dagegen ein sehr extremer, schwankend zwischen großer Trockenheit zur Zeit des kräftig wehenden Passats und fast völliger Sättigung zur Regenzeit.

Bei dem im ganzen sehr hohen absoluten Feuchtigkeitsgehalt der tropischen Atmosphäre ist die Taubildung vielfach außergewöhnlich stark. Sie beginnt nach Pechuel-Lösche sehr häufig schon unmittelbar nach Sonnenuntergang und steigert sich bisweilen in hohem Grade. Nach Stahl tritt an sonnengeschützten Orten selbst bei Tage nicht selten Taubildung ein. Auf dem mit grüner Ölfarbe angestrichnen Beobachtungstisch der Loango-Expedition waren oft um Mitternacht bereits große Pfützen entstanden. Die Bedeutung eines einzigen derartigen Taufalls glaubt Pechuel-Lösche nicht zu überschätzen, wenn er ihn einer Regenhöhe von 3 mm gleichstellt. Ein vollständiger Tauausfall wurde selbst bei sehr dunstiger Atmosphäre oder vollkommen bewölktem Himmel niemals beobachtet, und wenn auch der Tisch trocken erschien, so genügte doch schon eine oberflächliche Untersuchung der Vegetation, um das Vorhandensein reichlicher Nässe nachzuweisen, die neben dem Regen, vor allem in trocknen Gebieten, von hoher Wichtigkeit im Haushalt der Natur ist. In den tropischen Wüstenstrecken, die so häufig ans Meer stoßen, kommen auch nicht selten dichte Nebel vor. In der südwestafrikanischen Namib, die von dem kalten Kap-Horn-Strom bespült wird, treten sie nachts während des ganzen Jahres auf, und auch in der Sahara fehlen sie stellenweise in den Winter- und Frühjahrsmonaten nicht.

Von großer Bedeutung für den Pflanzenwuchs der Tropen ist auch die Bewölkung des Himmels. Sie hemmt einerseits tagsüber die starke Bestrahlung und gewährt auf der andern Seite, wie jede Trübung der Atmosphäre, den besten Schutz gegen die Wärmeausstrahlung, ein Faktor, der besonders in offnen Gebieten und größeren Höhenlagen wichtig wird. Die Bewölkung hat in den Tropen vielfach einen ähnlich extremen jährlichen Gang wie die Luftfeuchtigkeit. „Fast nie getrübtes Himmelsblau während der Herrschaft des Passats wechselt mit einem schweren, finstern Wolkenhimmel, der monatelang nicht weicht.“ Allerdings ist nicht überall die Regenzeit auch die Zeit der größten Trübung, so z. B. an der Kamerunküste, was wohl damit zusammenhängt, daß dort, aus noch unbekannten Gründen, die Hauptregenmenge nicht bei Tage, sondern während der Nacht fällt. Andrerseits ist am Äquator die mittlere Bewölkung so stark, daß auch während der Trockenzeit ganz heitre Tage dort selten sind. Die geringste Bewölkung zeigen im allgemeinen die Wüsten- und Steppengebiete.

Es wurde weiter oben hervorgehoben, in wie inniger Verbindung Wärme, Licht und Feuchtigkeit auf die Pflanzenwelt wirken, sowohl dem Einzelindividuum Form gebend, als auch die Vegetation mit ihren eigenartigen Zügen ausstattend. Soweit

schon heute eine Sonderung durchgeführt werden kann, müssen wir dem Licht in dieser Beziehung den geringsten Einfluß zuschreiben. Viel wichtiger ist schon die Wärme, sicher den Hauptfaktor stellt aber die Feuchtigkeit dar. Und gerade in den Tropen wirkt sie vielfach in außerordentlich extremer Art: in den immerfeuchten Äquatorialgebieten durch ein Übermaß, in den Steppen und Wüsten durch mehr oder weniger großen Mangel. Nach beiden über das normale Maß hin ausschlagenden Seiten wird sich die Pflanze durch bestimmte „Anpassungen" vor Schädigung zu schützen haben. Diese Anpassungen werden sich vor allem auf eine Funktion beziehen, von deren zweckmäßiger Regelung das Wohlbefinden der Landpflanzen in erster Linie abhängig ist, und die deshalb die stärkste bildnerische Macht auf die Form der Pflanze ausübt: die Transpiration.

Abb. 11.
Euphorbia Hermentiana (Trop. Afrika).
Die Laubblätter sind gegenüber der sukkulenten Stammasse stark zurückgebildet. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

In den offnen Tropengebieten, den Steppen und Wüsten, arbeiten alle Faktoren, nämlich Bodenverhältnisse, Überleuchtung und Überhitzung, Regenmangel und Lufttrockenheit, darauf hin, die „Wasserbilanz" der Gewächse einzuengen. Den Wurzeln steht nur wenig Wasser zur Verfügung. Mit dem muß die Pflanze haushalten und darf deshalb nur kleine Mengen davon durch Verdunstung abgeben, wenn sie nicht schnell vertrocknen soll. Schutzmittel gegen starke Transpiration kennzeichnen also alle Gewächse wasserarmer und lufttrockner Gebiete. Da aber starke Beleuchtung und hohe Erwärmung zu den fördernsten äußeren Bedingungen der Transpiration gehören, so werden alle Ausrüstungen der Pflanzen, die einen Licht- und Hitzeschutz darstellen, auch der Herabsetzung der Transpiration dienen. In der Tat sind alle in den beiden vorhergehenden Abschnitten genannten Schutzeinrichtungen auch die wirksamsten Mittel zur Verdunstungshemmung. Sie sollen hier nicht noch einmal aufgezählt werden. Doch lassen sich noch einige Tatsachen hinzufügen, die vorwiegend oder lediglich mit dem Transpirationsschutz zusammenhängen. Die erste ist die Verkleinerung oder der gänzliche Verlust der Laubblätter, der hauptsächlichsten Transpirationsorgane der Pflanze. Bei den meisten „Stammsukkulenten" der Kakteenform werden wirkliche Laubblattspreiten überhaupt nicht oder nur in der Jugend erzeugt, an der erwachsnen Pflanze sind sie durch winzige schuppen-, stachel- oder borstenförmige Gebilde vertreten. Bei den

sukkulenten Euphorbiazeen gibt es alle Übergänge von wohlausgebildeten Laubblättern bis zur vollständigen Blattlosigkeit (Abb. 11 und 12). Aber auch bei vielen andern, besonders stachligen Gewächsen sind die Blätter außerordentlich verkleinert. Ein bekanntes, in einzelnen Vertretern wie Genista und Cytisus auch bei uns vorkommendes Beispiel bilden die „Rutensträucher", zu denen nicht nur Leguminosen gehören, sondern Steppenpflanzen der verschiedensten Verwandtschaftskreise (Doldengewächse, Windengewächse [Convolvulus], Köpfchenblütler [Artemisia], Kreuzblütler, Tama-

Abb. 12.
Euphorbia virosa (Südafrika). Völlig blattloser Sukkulentenstrauch. (Aufnahme von J. v. Oetzen.)

rix u. a.). In allen diesen Fällen ist das assimilierende Chlorophyll in den oberflächlichen Partien des Stengels enthalten. Ein in den verschiedensten Familien verbreiteter Typus sind die nadelblättrigen Pflanzen, wie sie sich wohl in allen offnen Formationen finden, in besonders reicher Fülle in Australien und Südafrika vorkommen. Da diese Blattform, die ein ganz eigentümliches und charakteristisches Aussehen der Pflanze bedingt, an die der Kiefer erinnert, so spricht man von „pinoiden" Blättern. Durch die Nadelform ist die transpirierende Fläche der Blätter an sich schon stark eingeschränkt. Dazu kommt noch, daß sie meist ganz oder nahezu in der Strahlenrichtung der hochstehenden Sonne unter sehr spitzem Winkel von den Zweigen abstehen. Welche Bedeutung diese lineare Blattform für die Entleitung der Wärme

an die umgebende Luft und damit indirekt für die Verdunstungsminderung hat, ist in dem Abschnitt über die Temperatur schon dargelegt worden.

Eine den Nadelblättern ähnliche Form nehmen nicht selten die sogenannten „Rollblätter“ an, die zwar eine breitere Blattfläche besitzen, deren Ränder aber stark nach unten, seltner nach oben einrollen, und jene so in hohem Maße der Besonnung entziehen. Der Hauptzweck der Einrollung aber ist ein andrer. Da die Verdunstung der Blätter hauptsächlich durch kleine Poren, die Spaltöffnungen, erfolgt, so muß eine verdunstungshemmende Wirkung entstehen, wenn diese Öffnungen vor Sonnenbestrahlung und vor Luftbewegung geschützt werden. Und das geschieht eben dadurch, daß sie in den durch die Umrollung der Blattränder entstehenden kanalartigen Hohlraum zu liegen kommen. Dieser Blattypus kommt vielen Arten der Gattung Erica zu und wird deshalb als „erikoïd“ bezeichnet. Auch er tritt in Australien und Südafrika ganz besonders häufig auf. Außerordentlich verbreitet sind Rollblätter auch bei den Gräsern, wo sie fast stachlige Gestalt und Wirkung annehmen; erinnert sei nur an die hauptsächlich in Steppen und Wüsten vorkommenden Gattungen Aristida, Andropogon, Nardus, Stipa, Spinifex und viele andre.

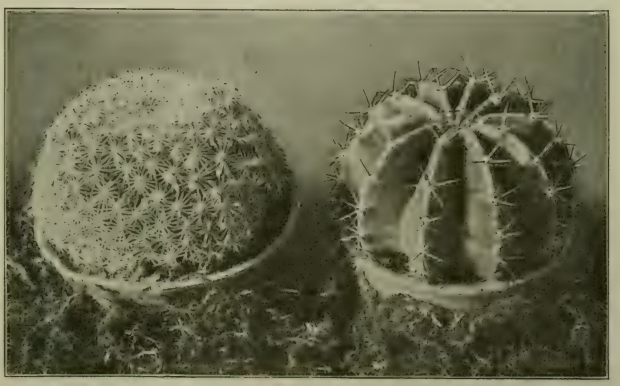


Abb. 13.
Bestachelte Kugelkakteen.
Links: Mamillaria Heyderi (Mexiko). Oberfläche mit Höckern besetzt, die je einen Stern von Stacheln tragen. Rechts: Echinopsis paraguayensis (Paraguay). Die Höcker sind seitlich zu vertikal verlaufenden Kämmen verschmolzen.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Wo nicht durch Einrollung eigens ein windstiller Kanal zur Aufnahme der Spaltöffnungen geschaffen wird, liegen sie zuweilen in vertieften Längsfurchen reihenweise, oder sie sind einzeln tief in die Epidermis eingesenkt, so daß vor jeder Öffnung ein windstiller Vorhof entsteht. Nicht selten wird dieselbe Wirkung dadurch erzielt, daß die Blattoberfläche mit einem Haarfilz bekleidet ist.

Ein andres Streben der Natur muß dahin gehen, die Steppen- und Wüstenpflanzen so auszustatten, daß sie das wenige ihnen zur Verfügung stehende Wasser aufs beste auszunützen vermögen. Die Regenzeiten, die in solchen Gebieten durchaus nicht kurz und karg zu sein brauchen, haben in ihnen doch keine lange Nachwirkung. Sowie die Trockenperiode einsetzt, verdunstet das Wasser in den oberen Bodenschichten sehr schnell. In der Tiefe hält es sich länger und sammelt sich sogar zu reicheren Adern, unterirdisch hinsickernden Wasserläufen oder Becken, die das kostbare Naß oft bis zur

nächsten Regenperiode führen, so z. B. die Wadis der Sahara. Die an solchen Stellen wachsenden Pflanzen suchen sich dieses unterirdische Wasser dadurch nutzbar zu machen, daß sie senkrecht abwärts Wurzeln in den Boden schicken, deren Länge oft in argem Mißverhältnis zur Entwicklung der oberirdischen Teile steht. So fand Volkens schon bei Keimlingen von Monsonia nivea, einem einjährigen Geraniengewächs, die kaum eine fingernagelgroße Rosette von 3—4 Blättern gebildet hatten, Wurzeln von ½ m Länge. Bei Ausdauernden ist die Wurzellänge oft enorm. Niemals ist es Volkens gelungen, ältere Büsche perennierender Pflanzen bis zum Wurzelende auszugraben. Dadurch wird es diesen Wüstenbewohnern möglich, auch höhere, strauchige Form anzunehmen, und selbst während der Trockenzeit eine verhältnismäßig reichliche Belaubung zu tragen. Bei der Aushebung des Suezkanals hat man auf seiner Sohle Wurzeln gefunden, die zu hoch oben auf seitwärts gelegenen Höhen wachsenden Bäumen gehörten.

Wie wir gesehen haben, findet im Tropengebiet eine ausgiebige Nebel- und Taubildung statt; auch in den trockneren Steppen- und selbst Wüstenstrichen ist sie durchaus keine Seltenheit. Von den allnächtlichen Nebelbildungen in der südwestafrikanischen Namib war schon die Rede. Volkens berichtet aus der ägyptisch-arabischen Wüste, bei Heluan, daß Taubildung dort während der heißesten Zeit gar nicht selten und in ausgiebiger Menge vorkommt. Auch die in diesen Formen zu Gebote stehende Feuchtigkeit wissen die Pflanzen sich anzueignen. Schon der Afrikaforscher Rohlfs sagt in seinem Reisewerk von einer weit verbreiteten Wüstenpflanze, Statice aphylla: „Sie hat das Eigentümliche, daß sie sehr energisch Wasser aus der Luft anzieht; selbst wenn gar kein Tau fiel, hängen ihre Zweige voll großer Wassertropfen.“ Und daran schließt der scharfsinnige Beobachter zwei Vermutungen, die sich später bei näherer Untersuchung beide den Botanikern als richtig erwiesen. „Vielleicht ist es der starke Salzgehalt dieser Pflanze, der das Wasser anzieht, oder sie besitzt vielleicht eigens konstruierte Sauggefäße, mit denen sie die Feuchtigkeit aus der Luft zu konzentrieren vermag.“ In der Tat scheiden viele Wüstenpflanzen durch die Tätigkeit besonderer Drüsen oder Haare Salz an die Oberfläche aus, das nach den Beobachtungen von Volkens die Blätter oder die ganze Pflanze oft über und über mit einer körnigen, weißlichen Kruste bedeckt, in der sich würfelförmige Kristalle bis zur Größe eines Stecknadelknopfes finden. Dadurch vermögen solche Pflanzen während der langen Dürrezeit die in der Atmosphäre dampfförmig vorhandne Feuchtigkeit tropfbar flüssig niederzuschlagen, in sich aufzunehmen und so mit Hilfe der oberirdischen Organe für ihr Fortbestehen zu verwerten.

Bei andren Pflanzen trifft auch Rohlfs zweite Vermutung zu. Es gibt in der Tat eine große Anzahl solcher, die durch eigens konstruierte Apparate die dampfförmige Luftfeuchtigkeit zu Tropfen verdichten und in sich aufnehmen können. In den meisten Fällen bewerkstelligen Haare oder aus Haaren umgewandelte Gebilde die Wasseraufnahme. Besonders wirksam sind die wasserabsorbierenden Haare der amerikanischen Bromeliazeen, zu denen die Ananas gehört. Sie wachsen fast alle in der Wüste oder Steppe oder als Epiphyten und sind in ihrem ganzen Bau, von dem wir noch öfter sprechen werden, dieser Lebensweise angepaßt. Außer diesen Haaren hat Marloth bei einigen Pflanzen Südafrikas auch noch andern Organen die gleiche Funktion zugeschrieben. Bei Anacampseros telephiastrum sollen eigentüm-

liche Nebenblätter Wasserdampf anziehen können, bei Crassula decipiens die ungewöhnlich umgebildete Epidermis; ja sogar Luftwurzeln, wie wir sie bei den Epiphyten noch eingehend kennen lernen werden, kommen bei Wüstenpflanzen, z. B. Cotyledon cristata, vor. Bei vielen Gewächsen, die zeitweiliger Trockenheit ausgesetzt sind, tragen die Blätter unterseits zahlreiche kleine Grübchen, die ebenfalls Wasserdampf verdichten sollen. Auch die Stacheln der Kaktazeen (Abb. 13) vermögen es, da sie sich infolge ihrer nadelförmigen Gestalt durch Wärmeleitung unter die umgebende Lufttemperatur abkühlen (vgl. S. 257). Es ist derselbe Grund, aus dem sich der Tau an die Spitzen der Grasblätter ansetzt; auch bei den eben erwähnten Nebenblättern von Anacampseros liegt wohl dieser Fall vor.

Abb. 14.
Adenia globosa (Ostafrika). Die Äste sind bis auf kurze Stummel abgeschlagen, um den mächtigen oberirdischen Knollenstamm zu zeigen, der als Wasserspeicher dient. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Sehr verbreitet finden sich bei den „xerophilen", d. h. an trocknen Standort gewöhnten Pflanzen schließlich Einrichtungen, das einmal aufgenommene Wasser in großen Mengen zu speichern und gegen die entziehende Kraft der Verdunstung festzuhalten. Meist sind die für diesen Zweck bestimmten Organe mehr oder weniger angeschwollen und fleischig (Abb. 11—16). So kommt Knollen- und Zwiebelbildung gerade in periodisch trocknen Gebieten außerordentlich häufig vor und ist gewöhnlich mit dem Einziehen der oberirdischen Vegetationsorgane während der Trockenzeit verbunden. Für die ausdauernden Gewächse sind Wasserspeicher noch von viel größrer Wichtigkeit. Wir werden später die „Sukkulenten" des näheren kennen lernen. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß in ihren Stämmen oder Blättern großzellige Gewebepartien in geringerer oder größrer Ausdehnung vorhanden sind, in denen reiche Wassermengen untergebracht werden können. Manche bestehen in vollgesognem Zu-

stande zu 80% ihres Gewichts aus Wasser. Sind die Stämme holzig, wie beim Affenbrotbaum und den Pflanzen vom Sarcocaulon-Typus (Abb. 15), so umhüllt sie eine dicke Korkrinde (Abb. 17), die für Wasser und Wasserdampf undurchlässig ist. Die fleischigen Pflanzen sind dagegen mit einer starken Kutikula überzogen. Dies ist eine zusammenhängend über die Epidermis der Pflanze verlaufende Zelluloseschicht, die mit Kutin imprägniert ist, das ebenso, wie das im Kork enthaltene Suberin, einen fettartigen Körper darstellt und sich gegen Wasser und Wasserdampf wie jenes verhält.

Abb. 15.
Adenium somalense (Ostafrika).
Pflanze vom Sarcocaulon-Typus, d. h. mit angeschwollenen Ästen.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Der Zweck der besonders dicken Ausbildung der Kutikula bei Fettpflanzen und xerophilen Gewächsen überhaupt liegt aber wohl weniger darin, direkt die Verdunstung noch stärker herabzusetzen, als vielmehr in der indirekten Wirkung ihres Verhaltens gegen das Licht. Nach den Untersuchungen von Köhler absorbiert die Kutikula in hohem Grade die am stärksten brechbaren Strahlen, also Violett und Ultraviolett. Das gibt sich, worauf Stahl hinweist, schon äußerlich an der gelben Farbe der Kutikula vieler tropischen und subtropischen Gewächse zu erkennen. Nach Wiesner wird aber die Transpiration gerade durch die im Chlorophyll so stark absorbierten brechbaren Strahlen sehr gefördert. Es kann also der Verdunstungsminderung nur zugute kommen, wenn sie von der Kutikula abgefangen werden. Neustens hat Kluyver durch Versuche mit künstlichem Licht bestätigt, daß sich schädliche Wirkungen ultravioletter Strahlen auf die Epidermis beschränken, auf das Chlorophyll so gut wie gar nicht übergreifen.

Das Wassergewebe der Stamm- und Blattsukkulenten nimmt gewöhnlich das ganze Innere der betreffenden Teile des Pflanzenkörpers ein und wird nach außen nur überdeckt von einer verhältnismäßig dünnen Lage des Assimilationsgewebes und der Epidermis. Um das gespeicherte Wasser vor Verdunstung noch kräftiger zu bewahren, sind die Zellen des Wassergewebes mit Schleim oder gummiartigen Substanzen, die auf das Wasser stark anziehend wirken, erfüllt.

In andern Fällen ist das Wassergewebe zwischen Epidermis und Assimilationsparenchym des Blattes eingeschaltet und entbehrt dann gewöhnlich des schleimigen Inhalts. Diese Ausgestaltung zeigt sich unter nicht so extremen Trockenheitsgraden, und die Blätter haben dann wohl etwas dickliche, aber nicht fleischige Konsistenz. In feuchten Zeiten ist das Gewebe prall gefüllt, bei Wasserabgabe sinkt es zusammen, indem sich die Seitenwände der einzelnen Zellen nach Art eines Blase- oder Harmonikabalges faltig zusammenlegen.

Abb. 16.
Sterculia spec. (Ostafrika). Die zahlreichen Äste entspringen einem knolligen, zum Teil unterirdischen Grundstamm. Blüht im blattlosen Zustande während der Trockenzeit. Rechts daneben Pyrenacantha malvifolia mit oberirdischem Knollenstamm. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Wintler.)

Außer ganzen Gewebekomplexen können auch einzelne Zellen zur Wasserspeicherung besonders ausgebildet sein, ein zwar nicht allzuhäufiger, aber auch in unsern Gewächshäusern zu beobachtender Fall. Es handelt sich hauptsächlich um Mesembrianthemum- und Aïzoon-Arten. Sie zeigen an den Blättern blasenartige weiße Ausstülpungen, die sich prall mit Wasser füllen, das sie nur sehr langsam wieder abgeben. Wie wirkungsvoll diese Art der Wasserspeicherung werden kann, schildert Volkens anschaulich bei Mesembrianthemum crystallinum. „Ein entwurzeltes Exemplar der Pflanze, die außer den enormen Blasen auf Blättern und Internodien kein weiteres Speicherungssystem besitzt, hielt sich ohne jede Wasserzufuhr viele Wochen lang, entwickelte sogar Blüten. Wie dies möglich war, lehrte der einfache Augenschein. Innerhalb der ersten Woche bemerkte man, wie auf dem untersten Blatt erst einzelne,

dann immer mehr Blasen ihre straffe Spannung verloren und schließlich ganz zusammenfielen. Als so ziemlich allen dieses Schicksal zuteil geworden, verdorrte das Blatt in außerordentlich kurzer Zeit. In der zweiten Woche wiederholte sich dasselbe Spiel am nächst höheren Blatt, und so war es mir denn nicht weiter auffallend, Mitte Juli die überaus dürren Schotterhalden in der Umgebung Alexandriens mit Mesembrianthemum-Pflanzen überzogen zu finden, an denen nichts mehr lebend war als die der Reife entgegengehenden Fruchtteile. Sie allein waren noch grün und auf der Außenseite mit den prall gefüllten Blasen besetzt; alle andern Organe, speziell natürlich die Blätter, hatten nach der Reihe, von unten angefangen, ihren Wasservorrat abgegeben und es so ermöglicht, daß auf ihre Kosten die Samen genügend Zeit zur Reife fanden. Ohne das geschilderte Verhalten würde solches nie geschehen können. Mesembrianthemum besitzt eine ganz kurze, braune fingerlange Wurzel. Sicher schon im Mai — von Dezember bis Anfang April erhalten selbst diese dürren Striche mehr oder minder starke Regenfälle — findet dieselbe in den ausgedörrten Erdschichten, die ihr allein zu Gebote stehen, keine Spur von Wasser mehr."

Die große Bedeutung aller dieser Einrichtungen hat in neuster Zeit Fitting in Zweifel gezogen. Er macht geltend, daß tief wurzelnde Gewächse wohl in lockrem Sand- und Lehmboden möglich seien. In trocknen Wüstengebirgen aber und auf Gelände mit anstehendem Gestein werden die Wurzeln der Gewächse nicht oder nur schwierig in große Tiefen und noch weniger bis zum Grundwasser vordringen können. „Und doch ist man überrascht, zu sehen, wie verhältnismäßig viele und verschiedenartige Pflanzen sich, wenn auch natürlich nur ganz vereinzelt, z. B. auf den Bergen in der Chaîne de Sfa bis auf die höchsten Gipfel hinauf, selbst an den der Sonne exponierten Südhängen finden .... Niemals recht verständlich ist es mir ferner geworden, wie bei der Annahme, daß das Grundwasser durch sehr tief gehende Wurzeln angezapft wird, die Keimpflanzen der Ausdauernden sich das nötige Wasser verschaffen, bis ihre Wurzeln die Grundwasserzone erreicht haben. Auch sie müssen dann doch wenigstens vorübergehend längere Zeit ihren Wasserbedarf aus dem geringen Feuchtigkeitsbestand der oberen, trocknen Bodenschichten decken." Bei den Keimlingen wachsen die Wurzeln jedenfalls sehr schnell. Man denke an die von Volkens erwähnte Monsonia alba. Bevor sie das Grundwasser erreichen, werden sie in den tieferen Bodenschichten schon notdürftig ausreichende Feuchtigkeit finden. Ein kräftigeres Wachstum der Ausdauernden wird freilich erst einsetzen, wenn sie bis zu jenem vorgedrungen sind; solange schleppen sie sich durch.

Des weiteren gibt Fitting an, daß Taubildung in der inneren Sahara eine ungeheuer seltne Erscheinung sei. Die gegenteiligen Angaben von Volkens seien dadurch zu erklären, daß er nicht in der Wüste, sondern im Niltal, am Rande der Wüste beobachtet hat. An den Seiten des Niltals ist von Sickenberger 6 km weit Taufall gefunden worden und an den lybischen Oasen 4 km weit von den vegetationsreichen Gebieten. Auch diese Feuchtigkeit kommt also für die Vegetation der eigentlichen Wüste nicht in Betracht. Fitting sucht deshalb nach einer andern Erklärung und ist der Meinung, daß die oberflächlichen Schichten des Wüstenbodens durchaus nicht völlig trocken sind. Er erinnert an die durch Temperaturschwankungen im Boden erfolgenden Kondensationsvorgänge, die für die Wüstenböden jedenfalls von beson-

drer Bedeutung sind: Wenn die Sonne die obersten Bodenschichten erwärmt, so wird Wasserdampf gebildet, der sich z. T. in den kälteren unteren Bodenschichten wieder kondensiert. Erkaltet in der Nacht die obere Erdschicht, so kann sich umgekehrt Wasserdampf aus den unteren, jetzt wärmeren, Bodenschichten in ihr niederschlagen. Die typischen Wüstenpflanzen müßten allerdings über ganz besondre Einrichtungen verfügen, um die geringen Mengen Wassers aus dem Boden heraus zuziehen, zumal sie, wie z. B. die Zygophyllazee Peganum harmala, nicht einmal extrem xerophytisch gebaut sind. Das Wasser ist im Boden so verteilt, daß es die einzelnen Bodenpartikelchen wie Hüllen umgibt. Je geringer der Wassergehalt eines Bodens wird, um so dünner werden die Wasserhüllen um die Bodenpartikelchen und um so größer wird die Kraft, mit der sie an ihnen haften. Diese Absorptionskraft muß von der Pflanze durch ihre Saugkraft überwunden werden, um sich das spärliche Bodenwasser nutzbar zu machen. Zu diesem Zwecke muß die Saugkraft der Pflanze zum wenigsten etwas größer sein als die wasserhaltende Kraft des Bodens. Das ist sie nun nach den Untersuchungen Fittings tatsächlich dadurch, daß der durch die Zellsaftkonzentration erreichte osmotische Druck in den Zellen der Wüstenpflanzen außerordentliche Höhe erreicht, bis zu 100 Atmosphären und darüber. Diese konzentrierten Salzlösungen in den Zellen sind zugleich natürlich ein sehr wirksames Mittel zur Herabsetzung der Transpiration. Für nicht ganz unmöglich hält es dieser Forscher auch, daß manchen Wüstenpflanzen, und zwar gerade solchen ohne Wasserspeicher, außer der Bodenfeuchtigkeit noch andre Wasserquellen zur Verfügung stehen, wenigstens vorübergehend in Zeiten besonders großer Dürre, wo das Wachstum auf ein Minimum beschränkt ist: nämlich in größeren Mengen gespeicherte Reservestoffe, namentlich Kohlehydrate. Bekanntlich entsteht durch Veratmung dieser Stoffe sehr viel Wasser. „Vielleicht gewinnen dadurch die stärke-

Abb. 17.
Nicht näher bestimmter Baum aus Ostafrika mit typischer Schirmkrone und mächtiger Korkrinde. Sie trägt kräftige, fingerlange Korkstacheln, die auf dem Bilde zu erkennen sind. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

reichen Rübenwurzeln der Koloquinte und die unterirdischen Speicherorgane mancher andern Wüstenpflanzen eine ganz besondere Bedeutung." Vielleicht geben die neusten Untersuchungen Giglioli's über die Wirkung der einer großen Reihe von Wüsten- und Steppenpflanzen zukommenden ätherischen Öle einen Aufschluß. Er stellte fest, daß sie das Wasser im Erdboden deutlich bewegen. Diese Eigenschaft kann für die Pflanzen von Bedeutung werden; denn sie können durch ihren Ölgehalt dem Boden auch dort noch Wasser abgewinnen, wo die Saugkraft der Wurzeln sonst zur Überwindung der Adhäsion des Wassers nicht ausreicht. Tatsächlich hat Giglioli von etwa 100 ätherischen Ölen nachgewiesen, daß sie den Saftfluß in den Geweben steigern.

Abb. 18.
Grenze des Bergwaldes am Kilimandjaro bei ca. 3000 m Höhe.
Das Bild gibt die herrschende Nebelstimmung wieder, zeigt das knorrige Wachstum der Baumstämme und den Flechtenbehang. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Diese letzten Darlegungen zeigen deutlich, wie die einzelnen Einrichtungen der Wasserversorgung für einander eintreten, wie die Natur niemals ein Schema befolgt, sondern bei ihren Gestaltungen stets an die gegebne Organisation der Pflanzen anknüpft. Bei den einen, die sich dafür eignen, bildet sie meterlange Wurzeln aus, die in die feuchte Tiefe der Erde eindringen können und auch während der Trockenzeit das Wasser emporleiten. Andre Pflanzen geben in ihren großen Epidermiszellen den Anknüpfungspunkt für die Ausgestaltung der Wasserpapillen, die während der Regenzeit beschickt werden und für die trockne Periode aushalten, so daß die Pflanze in dieser Zeit gänzlich ohne Wurzel auskommen kann. In noch andern Fällen sind es physiologische Eigenschaften der Gewächse — und gerade diese sind sicher noch viel zu wenig beachtet —, die in einseitiger Ausbildung der Erhaltung ihres Lebens dienstbar werden.

War eben von den Einrichtungen die Rede, die die Pflanzen trockner Gebiete befähigen, mit dem Wasser haushälterisch umzugehen, so kann bei den Gewächsen dauernd feuchter Landstriche ein Vorsorgen nach der entgegengesetzten Seite notwendig werden. Die Vegetation muß sich oft des Wassers erwehren können. Von vorn herein werden wir hier nach drei Seiten hin Schutzvorrichtungen zu suchen haben:

erstens gegen die Kraftwirkung der schweren tropischen Regen, ferner gegen die Schädlichkeit des übermäßigen Wassers als solchem, endlich gegen die dauernde und oft außerordentlich hohe Luftfeuchtigkeit.

Was den ersten Punkt betrifft, so ist, wie schon erwähnt, die zerstörende Wirkung der fallenden Regentropfen, bevor man keine genauen Beobachtungen über ihre lebendige Kraft gemacht hatte, nach dem Augenschein stark übertrieben worden. So hatte Stahl z. B. vermutet und Karsten dann bestimmt behauptet, daß das Zerreißen der Bananenblätter eine Gewaltwirkung des Regens sei, indem innere Spannungen durch sein kräftiges Aufschlagen gelöst würden. Eine Reihe von Forschern wie Kny, Stahl u. a. hatte deshalb bestimmte Einrichtungen bei den Pflanzen feuchter Tropengebiete als Anpassung an die Kraftwirkung des Regens aufgefaßt; z. B. den Verlauf der stärkeren Blattnervatur, manche anatomischen Eigentümlichkeiten, besonders die Anordnung der mechanischen Elemente auf dem Querschnitt der Blätter, vor allem aber die Zerschlitzung der Blattspreite, wie sie besonders bei den Farnen, einzelnen Monokotylen (Arazeen) und auch bei manchen Dikotylen (z. B. Artocarpus incisa) auftritt. Stahl, der diese Deutung zuerst mit Nachdruck vertreten hat, schließt sich Potonié an, indem er auf die Vegetation der Vorwelt hinweist. „Je tiefer wir in den geologischen Formationen in die Vorzeit hinabsteigen, um so schmaler, resp. zerteilter und kleinfiedriger sind im allgemeinen die uns überkommenen Blattreste, eine Tatsache, die, im Lichte der Kny-Stahlschen Untersuchungen betrachtet, mit der Anschauung im Einklang steht, daß die Regengüsse der früheren Erdperioden im großen und ganzen stärker gewesen sind als heute."

Abb. 19.
Ölpamen und Hevea brasiliensis: Reis als Zwischenkultur. (Botan. Garten Victoria, Kamerun.) Die Hevea-Bäumchen im Vordergrunde zeigen den Etagenaufbau der Krone, der sich im Alter vollständig verliert, und „Hängeblätter".
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Dem widersprechen aber die schon oben angeführten Versuche Wiesners über die Gewalt selbst der stärksten tropischen Regengüsse. Danach sind die Gewaltwirkungen des Regens auf die Pflanze nur sehr geringfügig. Wiesner beobachtete, daß äußerliche Beschädigungen durch Regen an Pflanzenteilen nur sehr selten vorkommen und dann niemals schwerer Natur sind. Man könnte sagen, daß das eben die Folge der erwähnten Anpassungen sei. Wiesner hat planmäßige Versuche in dieser Hinsicht angestellt und sich nicht auf gelegentliche Beobachtungen in der Natur beschränkt. Er kommt zu dem Schluß, daß frei bewegliche Pflanzenteile, wie die Blätter, infolge ihrer außerordentlichen Biegungselastizität befähigt sind, viel heftigere Stöße zu ertragen, als die schwersten zur Erde niederfallenden Regentropfen auszuüben vermögen. Nach Wiesners Meinung hängt deshalb auch das Zerreißen der Musazeenblätter nicht mit Regenwirkung zusammen.

Ferner hat Wiesner festgestellt, daß die Stoßfestigkeit der Blätter tropischer Regenwaldgehölze viel geringer ist als bei unsern Bäumen und Sträuchern. Schon hieraus dürfte zu ersehen sein, daß die Gewaltwirkung des Regens nicht groß sein kann. Denn wenn der Regen die Pflanzenorgane mit großer Kraft angriffe, so müßte ja doch das Laub der tropischen Holzgewächse, die den stärksten Regenwirkungen ausgesetzt sind, gegen Stoß besser ausgerüstet sein als das Laub unsrer heimischen Bäume und Sträucher. Als noch stärkerer Beweis aber kommt noch ein Umstand hinzu. Wie wir gleich sehen werden, nimmt das Laub der tropischen Regenwaldvegetation das Regenwasser auf seiner Oberfläche an und auch in das Innere auf. Bei Einsaugung von Wasser aber nimmt die Stoßwiderstandsfähigkeit der Blätter noch weiter ab, die Gefahr der Zerstörung also zu. Wäre die Stoßkraft des Regens groß, so müßte die uns überall entgegentretende Anpassungsfähigkeit der Pflanze dahin führen, gerade zur Zeit des Regens, wenn also die größte Gefahr vorhanden ist, den Widerstand gegen die Fährlichkeit zu erhöhen und nicht noch herabzusetzen.

Auch das schlaffe Hängen der jungen Blätter vieler tropischen Holzgewächse hat man als Schutz gegen die Regengewalt gedeutet. Jedoch hat Wiesner gezeigt, daß diese jungen Blätter, obwohl sie sehr spröde sind, nicht einmal dann von schweren Regen verletzt werden, wenn sie in wagerechte Lage gebracht und festgehalten werden. Auf den wahren Zweck der Einrichtung werden wir bald zurückkommen.

Daß auch die starke Zerteilung der Blätter vieler tropischen Regenwaldpflanzen nicht als Schutz gegen Verletzungsschaden zu deuten ist, zeigt der Umstand, daß zusammengesetzte und zerschlitzte Blätter auch in offnen, trocknen Formationen häufig vorkommen. Und hier bieten sie, wie aus den früheren Erörterungen hervorgeht, verschiedene Vorteile. Im tropischen Urwalde aber sind zerschlitzte Blätter nicht dem Oberwuchs eigen, dessen Kronen doch dem stärksten Regenanprall ausgesetzt sind, sondern der Bodenvegetation. Man kann zugeben, daß unter den Baumkronen durch Zusammenfließen des Regens größere Tropfen zustande kommen, daß an einzelnen Stellen durch besondre Umstände selbst zusammenhängende Strahlen auf die Bodenpflanzen herabfallen. Im ganzen wird doch die Gewalt des Regens durch die Baumkronen geschwächt sein.

Die Spreitenzerteilung läßt denn auch noch andre Deutungen zu. In manchen Fällen ist es wohl einfach das Streben nach Lastverkleinerung, das zur Zerschlitzung führt. Gerade im feuchtwarmen Klima erzeugen die Pflanzen sehr große Blätter,

deren Gewicht durch Zerteilung und Durchlöcherung herabgesetzt werden kann. Auch die Ausnutzung des Lichtes, das auf den Urwaldboden infolge der vielfachen Rückstrahlung von den verschiedensten Richtungen her einfällt, ist durch zerschlitzte Blätter, deren einzelne Teile verschiedne Lage im Raum einnehmen können, besser gewährleistet. Außerdem macht Wiesner darauf aufmerksam, daß durch derartig geteiltes Laub überhaupt ein reicherer Durchgang zerstreuten Lichtes stattfinden wird. Schließlich ist es einleuchtend, daß durch die infolge der Zerschlitzung eintretende Oberflächenvergrößerung eine Hebung der Verdunstung erfolgt, die bei der in ständig feuchter Atmosphäre lebenden Bodenvegetation nicht selten nötig werden kann. Indirekt wirkt auch die bessere Durchleuchtung nach derselben Richtung.

Einige Zeit nach einem Regen kann man allerdings, besonders wenn eine längere Dürreperiode vorhergegangen war, reichlicher als sonst abgelöste Blätter, Blüten und Blumenkronen unter den Bäumen finden. Doch sind sie nicht von der Gewalt des Regens heruntergeschlagen worden, sondern die Loslösung ist eine nachträgliche Regenwirkung und betrifft nur solche Organe, die infolge anatomischer Veränderungen (Trennungsschicht) schon für das Abfallen reif waren.

Sehr verschieden verhalten sich die Blätter der Pflanzen zu der dauernden Einwirkung von Wasser. Ein Teil vermag ihr keinen oder nur geringen Widerstand zu leisten. Trotzdem viele von ihnen Schutzmittel, wie Wachs- und Haarüberzüge, besitzen, gehen sie in verhältnismäßig kurzer Zeit, oft schon nach wenigen Tagen, zugrunde, wenn sie, auch unter sonst günstigen Vegetationsbedingungen, der dauernden Wirkung einer Traufe preisgegeben sind. Solches Laub hat Wiesner als ombrophob (regenscheu) bezeichnet. Die Vernichtung erfolgt dadurch, daß das Wasser bei fortwährender Einwirkung in das Innere des Blattes eindringt und dort zu Zersetzungs- und Fäulnisvorgängen führt. Um die Feuchtigkeit abzuwenden, sind ombrophobe Pflanzen in der Regel, wie schon erwähnt, mit Wachs- oder Haarüberzügen versehen, auf denen das Wasser in Tropfenform stehen bleibt; bei einer gewissen Schrägstellung der Blätter fließt es ab. Durch länger anhaltende Beträufluug wird aber die Wachsschicht abgewaschen und die zwischen den Haaren sich haltende Luft verdrängt, so daß das Blatt der zerstörenden Einwirkung des Wassers dann bald erliegt. Das Laub vieler unsrer heimischen Gewächse und der meisten Pflanzen tropischer Trockengebiete ist ombrophob und geht im immerfeuchten Tropenklima schnell zugrunde, besonders, wenn es gar keine Schutzmittel besitzt, wie das Kartoffelkraut. Es gibt aber einzelne ombrophobe Pflanzen, die einen so vollkommenen Regenschutz ausgebildet haben, daß sie selbst starke, langwährende Regen unbeschadet ertragen und deshalb aus trocknen Gebieten mit Erfolg auch in sehr feuchte versetzt werden können. Das ausgezeichnetste Beispiel solcher Gewächse ist die auch in Warmhäusern kultivierte Sinnpflanze (Mimosa pudica), die trotz ihres ombrophoben Laubes überall, auch in den feuchtesten Tropen, ein häufiges und üppig gedeihendes Unkraut bildet. Der Wachsüberzug, mit dem die Blättchen dieser Pflanze versehen sind, würde ihr nach dem Gesagten allerdings nicht viel nützen, wenn er frei läge. Doch steht außer ihm die Reizbarkeit der Blätter im Dienste des Regenschutzes. Schon bei leiser Berührung — so auch beim Auffallen des Regens — legen sich bekanntlich die Blattfiedern aneinander und decken sich gegenseitig so, daß der Wachsüberzug durch den Regen nicht weggewaschen werden kann, und daß überhaupt

kein Wasser zwischen die Blättchen eindringt. Ein gereiztes, unter Wasser getauchtes Blatt läßt selbst nach 24 Stunden noch kein Wasser zwischen die Blättchen treten. Vielleicht ist diese von Wiesner entdeckte Vorrichtung allerdings nicht der einzige Zweck der Reizbarkeit der Sinnpflanze.

Im Gegensatz zu den ombrophoben besitzen die ombrophilen (regenholden) Blätter eine benetzbare Oberfläche; die auftreffenden Wassertropfen breiten sich auf ihr sofort aus, und die Flüssigkeit tritt auch in das Blattinnere ein. Solche Organe können wochen-, ja monatelang eine beständige Traufe ertragen. Der Unterschied zwischen regenscheuen und regenholden Organen in ihrem Verhalten zum Wasser scheint in erster Linie in ihrer stofflichen Beschaffenheit begründet zu sein. Da regenscheue Blätter in zerkleinertem Zustande viel leichter in Fäulnis übergehen als regenholde, so ist es sehr wahrscheinlich, daß in ihren Geweben fäulniswidrige Stoffe (ätherische Öle, Gerbstoffe usw.) vorhanden sind. In der Tat verhalten sich umgekehrt Pflanzenteile, die reich an solchen Stoffen sind, in hohem Grade ombrophil. Zwischen beiden Gruppen ist natürlich nur ein stufenweiser Unterschied. Ja, ein und dasselbe Organ kann sich in verschiednen Altersstadien verschieden verhalten. So sind z. B. die jugendlichen Blätter von Amherstia regenscheu, was sich in einem Wachsüberzug und ihrer hängenden Stellung zu erkennen gibt; vielleicht weil die fäulnishemmenden Stoffe in ihnen noch nicht auftreten. Später, wenn die Blätter sich aufrichten, verlieren sie den Wachsüberzug und sind regenhold. Übrigens sei hier ausdrücklich bemerkt, daß ombrophob und ombrophil nicht schattenscheu und schattenhold heißt.

Denkbar ist eine mechanische Schädigung der Vegetation durch Regen in der Weise, daß die nach einem Regen dem Laub anhaftende Wassermenge die tragenden Stammteile übermäßig beschwert, wodurch es leicht zum Abbrechen von Zweigen und Ästen kommen könnte. Wäre diese von Stahl behauptete Ansicht richtig, dann befänden sich die Gewächse im Vorteil, denen eine möglichst schnelle und vollständige Ableitung des Wassers von den Blättern gelänge. Einrichtungen zu diesem Zwecke sind in der Tat vorhanden.

Jungner war es zuerst aufgefallen, daß ein ganzes Vegetationsgebiet, wie er es an der Westküste des außerordentlich regenreichen Kamerungebirges kennen lernte, mehr oder minder lang zugespitzte Blätter aufzuweisen hat, und er erklärte die ausgezogne Blattspitze als eine Einrichtung zur Ableitung des Regens. Zu gleicher Zeit kam Stahl in dem feuchten Westjava auf denselben Gedanken. Er nannte deshalb diese Zuspitzung der Blätter Träufelspitze (Abb. 20) und stellte über ihre Wirkung eingehende Untersuchungen an. Bei manchen tropischen Pflanzen, die an sehr feuchten, schattigen Standorten gedeihen, ist die Träufelspitze zu einer verhältnismäßig breiten, flachen Rinne ausgebildet, von deren Ende selbst bei spärlichem Regen das Wasser unmittelbar von der Oberseite abtropft. „Weit häufiger als die breitrinnigen sind die flachen, in ein ganz dünnes Ende auslaufenden Träufelspitzen, von denen bei heftigen Regen das Wasser in zusammenhängenden Fäden herabrieselt; beim Aufhören des Regens oder bei spärlichem Tropfenfall tritt dagegen das am Ende langsam sich sammelnde Wasser erst auf die Unterseite der Spitze, um dann von hier aus als hängender Tropfen sich von ihr loszulösen. Diese Erscheinung ist nicht nur bei Tropenpflanzen, sondern bei vielen unserer europäischen Gewächse zu beobachten."

Alpine Savanne am Kilimandjaro mit Immortellen (Helichrysum-Arten), Erikazeenbüschen und Protea kilimandscharica

(Nach einem Aquarell von R. Oeffinger)

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

In sehr zahlreichen Fällen ist die Träufelspitze, auch wenn sie nicht durch bedeutende Länge ausgezeichnet ist, am Ende seitwärts gekrümmt. Bei Blättern mit stark verlängerter Spitze kommt es so häufig zu sehr eigentümlichen, säbelähnlichen Bildungen, eine Form, die das Abfallen der Wassertropfen ganz wesentlich erleichtert.

Welche Bedeutung die Träufelspitze für die Trockenlegung der Blattspreite hat, davon kann man sich leicht durch einen Versuch überzeugen. Stahl verwendete dazu Justicia picta, eine Akanthazee, deren Blätter in eine etwa zentimeterlange, oft säbelförmig gekrümmte Spitze enden. Sechs möglichst gleichgestaltete Blätter dieser Pflanze wurden nebeneinander vermittelst Stecknadeln auf einem Brettchen befestigt, so daß die Spitzen über dasselbe hervorragten. Nachdem die Spreiten gleichmäßig mit Wasser bespritzt worden waren, wurde das Brettchen in einem Winkel von etwa 30° zum Horizont befestigt. Nach etwa 20 Minuten waren sämtliche Spreiten entweder ganz entwässert, oder es befand sich nur noch an der Spitze ein kleiner, bald verdunstender Tropfen. Sofort wurde der Versuch wiederholt, nachdem aber vorher an einigen Blättern mit der Schere die Spitze entfernt und durch ein abgerundetes Ende ersetzt worden war. Während die unversehrten Blätter nach kurzer Zeit nur noch an der verlängerten Spitze benetzt waren, hielt sich an den künstlich abgerundeten Spreitenenden ein großer Wassertropfen, von dem aus sich das Wasser den vertieften Nerven entlang kapillar weit hinaufzog. Erst nach etwa einer Stunde — also etwa in der dreifachen Zeitdauer — waren auch diese Blätter auf ihrer Oberfläche wasserfrei. Ein unversehrtes Blatt von Coffea arabica war unter denselben Versuchsbedingungen nach einer Viertelstunde bereits entwässert, während nach Entfernung der Spitze dasselbe Resultat erst nach zwei Stunden eintrat. Ein intaktes Blatt von Piper nigrum brauchte zur Abtrocknung 35 Minuten; nach Entfernung der Spitze waren hierzu über zwei Stunden erforderlich.

Abb. 20.
Blätter mit Träufelspitze.
(Nach einer Zeichnung von A. Oeffinger.)

Eine Träufelspitze ist natürlich nur bei abwärts hängenden Blättern von Bedeutung und deshalb auch nur bei solchen vorhanden. Pflanzen mit aufrechtstehendem

Laube zeigen häufig durch Auskeilung der Spreite einen allmählichen Übergang in den Blattstiel; bei ihnen sickert das Wasser auf diesem Wege herab.

In engem Zusammenhang mit der Träufelspitze steht die Benetzbarkeit der Blattoberfläche. Diese ist ein äußeres Merkmal der ombrophilen Blätter. Und da das Laub der Gewächse immerfeuchter Tropengebiete vorwiegend ombrophilen Zug trägt, so ist auch hochgradige Benetzbarkeit bei ihm sehr verbreitet. Um durch die Träufelspitze von der Blattoberfläche abgeleitet zu werden, darf das Wasser nicht in einzelnen geschlossnen Tropfen stehen bleiben, sondern muß zu einer zusammenhängenden Schicht verfließen. Natürlich brauchen nicht alle benetzbaren Blätter in eine Träufelspitze zu endigen; sie können auch nach dem Stielende zu entwässert werden. „Andrerseits wird man aber," — betont Stahl mit Recht — „wenn die hier vertretene Auffassung über die Bedeutung der Träufelspitze richtig ist, erwarten dürfen, daß diese letztere fehlen wird bei Blättern, deren Oberfläche nicht benetzbar ist." Bei der Durchmusterung einer großen Anzahl von Pflanzen hat sich dann auch herausgestellt, daß eine Träufelspitze stets mit Benetzbarkeit vereint auftritt, hingegen die Blätter, von denen das Wasser abrollt, ohne sie zu benetzen, des Träufelapparats entbehren.

Abb. 21.
Bodenvegetation des javanischen Urwaldes mit buntblättrigen Aracеen, breiten, plisseeartig gefalteten Grasblättern und Farnen. An den Stämmen des Hintergrundes der epiphytische Farn Asplenium nidus.
(Aufnahme von Dr. Jensen.)

Von besonders hoher Benetzbarkeit sind solche Blätter, die auf ihrer Oberfläche einen oft prächtigen Samtglanz entwickeln. Sie treten in der Bodenvegetation des tropischen Regenwaldes, und zwar an den schattigsten und feuchtesten Stellen, nicht selten auf und gehören den verschiedensten Monokotylen- und Dikotylenfamilien an,

die durch zahlreiche Beispiele auch in unsern Gewächshäusern vertreten sind (Arazeen, Orchideen, Marantazeen, Vitazeen, Melastomatazeen, Begoniazeen u. a.). Hervorgerufen wird der Samtglanz durch papillenförmige Vorwölbung der einzelnen Oberhautzellen. Die Ausbreitung eines auffallenden Wassertropfens geht bei den Samtblättern so schnell vor sich, weil die zwischen den Papillen liegenden engen Tälchen eine Kapillarsaugung ausüben. Bei einem Versuch, den Stahl mit einem senkrecht abwärts hängenden Blatt von Anthurium crystallinum anstellte, dessen Spitze er in ein Wassergefäß tauchte, stieg das Wasser sofort an der Blattoberseite empor. An einem frisch entfalteten Blatt, dessen Oberfläche noch ganz rein war, betrug die kapillare Steighöhe 140 mm. Diese Beschaffenheit der Blattoberseite, die sofortige Ausbreitung des aufgefallnen Wassers zu einer äußerst dünnen Schicht ermöglicht, ist für die rasche Trockenlegung der Spreite in hohem Grade förderlich. Auch bei starken Regengüssen haftet es an den Samtblättern immer nur in sehr dünner Schicht, der Überschuß träufelt von der Spitze ab; hört der Regen auf, so genügt kurze Zeit, um die dünne Schicht zum Verdampfen zu bringen.

Bedeutung für die Entwässrung der Blattspreite haben auch die Nerven. Sind sie auf der Oberseite rinnenförmig vertieft, so bewegt sich das abfließende Wasser nicht gleichmäßig über die ganze Fläche, sondern fast ausschließlich in diesen Rinnen, die sich häufig durch größere Benetzbarkeit vor der übrigen Blattfläche auszeichnen. Besonders vorteilhaft für die Entwässrung ist der bogenförmige Verlauf der nach der Träufelspitze hin zusammenstrebenden Hauptrippen; ein Typus, der in der Familie der Melastomatazeen fast herrschend ist, aber auch sonst bei tropischen Pflanzen weite Verbreitung besitzt.

In neurer Zeit hat Diels die Bedeutung der Träufelspitze für die Wasserableitung von den Blättern bestritten, ohne eine nähere Begründung dieser Ansicht zu geben. Nach einer brieflichen Mitteilung glaubt er vor allem den Umstand dagegen ins Feld führen zu sollen, daß Träufelspitzen auch bei Blättern trockner Gebiete sich finden. „So hat Combretum Hartmannianum schöne Spitzen, wächst aber in Kordofan. Und ob Ficus religiosa, die oft zitierte, überhaupt in Regenwäldern wächst, ist mir noch zweifelhaft.“ Diese Zweifel dürften unberechtigt sein. Nach der „Flora of British India“ kommt die zum Schulbeispiel für die Träufelspitze gewordne Ficus-Art im Sub-Himalaja, in Bengalen und Zentralindien vor, Gegenden, die nach der Angabe des Hannschen Handbuchs der Klimatologie Regenmengen von 1150—2655 mm im Jahre empfangen. Auch nach der Regenkarte in „Andrees Allgemeinem Handatlas 1900“ erhalten diese Gebiete jährlich zwischen 100 und 200 cm und mehr. Daß vereinzelte Pflanzen auch in trocknen Klimaten zu einer Spitze ausgezogne Blätter besitzen, läßt sich vielleicht so erklären, daß sie früher einer „hygrophilen“, d. h. Feuchtigkeit liebenden Vegetation angehört haben, allmählich aber in trockne Gebiete eingewandert sind, wobei das Merkmal der Träufelspitze, da es keinen Nachteil bedeutete, erhalten blieb. So gibt z. B. Stahl an, daß es auch auf den hohen, lufttrockenen Berggipfeln von Java, deren Vegetation einen ausgesprochnen Xerophyten-Habitus aufweist, an Sträuchern mit gut entwickelten Träufelspitzen nicht fehlt. „Doch sind dies meist Arten, die aus tieferen (feuchteren) Lagen bis hierher emporgestiegen sind.“ Stahl vergleicht von diesem Gesichtspunkt die verschiednen Arten

mehrerer Gattungen und kommt zu dem Schluß, daß das Fehlen oder Vorhandensein der Blattzuspitzung sehr gut in Übereinstimmung steht mit dem trockeneren oder feuchteren Standort. Auch die Verhältnisse im subtropischen chilenischen Regenwald findet Neger in Übereinstimmung mit der Jungner-Stahlschen Deutung der Träufelspitze.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Reizbarkeit der Blätter der Sinnpflanze einen ausgezeichneten Regenschutz darstellt. Das ist auch bei verwandten Gewächsen der Fall, deren Blätter „Variationsbewegungen" auszuführen vermögen, d. h. auf einen äußeren Kraftreiz hin zusammenklappen. Schon Jungner hatte in Kamerun diese Beobachtung gemacht. „Sobald Regen fällt, biegen sich die sonst horizontal ausgebreiteten Blättchen dieser Pflanzen nach oben, so daß die Wassertropfen schräg auffallen und über die schmäler werdenden Blättchenbasen hinabrinnen." Solche Pflanzen, zu denen Mimosa-, Acacia-, Caesalpinia-, Poinciana-Arten und viele andre gehören, entbehren deshalb der Träufelspitze auch im regenreichen Tropenklima. Hingegen ist sie, oft recht stark, ausgeprägt, wenn die Blättchen sich nicht heben, sondern senken, wie bei vielen Phaseoleen.

Infolge lang andauernder Regen nehmen aber auch bei andern, nicht reizbaren Pflanzen Blätter oder ganze Sprosse eine Lage ein, die es ermöglicht, das Wasser rasch abzuleiten oder gar nicht erst in größeren Mengen aufzufangen. Beccari beobachtete auf Celebes bei einer Sonneratia, daß die Blätter bei schweren Regen aus der üblichen wagrechten in die senkrechte Stellung übergingen. Auch nach Wiesner findet ein Abwärtsbiegen von Blättern und Sprossen statt, oder auch eine bauchige Aufwölbung der Blätter, und zwar nicht durch die Stoßgewalt des Regens, sondern als eine sekundäre, auf Schutz berechnete Wirkung.

Den Ausgangspunkt der Besprechung all dieser Einrichtungen zur schnellen Entwässrung der Blätter gab die von Stahl behauptete Notwendigkeit der Entlastung der Pflanzen. Wie gründlich in den Tropen die Ableitung des Regenwassers von den Blättern wirklich ist, erkennt man daran, daß nach dem Aufhören des Regens durch Schütteln oder Windbewegung nur einzelne Tropfen noch nachträglich herabfallen. Entlastung des Astwerkes aber ist nicht der einzige Grund dieser Erscheinung. Die Leitung des vom Blattwerk aufgefangnen Wassers zu den Wurzeln dürfte wohl in dem stets feuchten Boden tropischer Urwälder überflüssig sein. Dagegen erscheint Reinhaltung der Blattoberfläche von kleinen Tieren und deren Ausscheidungen, vor allem aber von den Sporen niedrer Pflanzen auf den ersten Blick sehr einleuchtend. Jungner hatte der Blattspitze hauptsächlich diese Aufgabe zugeschrieben, da er sah, daß in dem feuchtwarmen Kameruner Klima die Blätter solcher Pflanzen, die keine Träufelspitze hatten, häufig dicht mit Algen, Flechten und Moosen bedeckt waren. Jungner mußte die Unterdrückung dieser „epiphyllischen" Vegetation um so wünschenswerter erscheinen, als er sie für parasitisch hielt, was sie aber, wie noch zu zeigen, nur zum kleinen Teil ist. Schon Stahl bezweifelt diese Deutung, und durch die Untersuchungen von Busse hat sich ergeben, daß Träufelspitze und Epiphyllenvegetation in keinem Zusammenhang stehen.

Die Wasserableitung scheint vor allen Dingen im Dienste der Transpiration zu stehen. Das führt uns auf die Bedeutung der hohen Luftfeuchtigkeit mancher Tropen-

gebiete für das Pflanzenleben. In ihrem Gefolge treten natürlich gerade die entgegengesetzten Verhältnisse ein, wie sie in Steppen und Wüsten herrschen. Müssen sich die Gewächse hier vor zu starker Verdunstung schützen, um nicht zu welken, so wird bei hoher Luftfeuchtigkeit, die nicht selten den Sättigungsgrad fast erreicht, nach physikalischen Gesetzen die Verdunstung sehr träge sein. Eine gewisse Verdunstungsgröße aber darf nicht unterschritten werden, da sie zu den notwendigen Lebensbeding-

Abb. 22.
Olea chrysophylla (Abessinien). Die Krone ist aus haufenförmigen Einzelteilen zusammengesetzt.
(Aufnahme von Prof. Dr. F. Rosen.)

ungen der Pflanzen gehört. Leclerc du Sablon glaubt in neuerer Zeit zwar nachgewiesen zu haben, daß die Transpiration für das Aufsteigen des Wassers in der Pflanze aus den Wurzeln und damit für die Zuführung der Nährsalze zu den Blättern nicht nötig sei; Wasserdampf entweiche nur deshalb, weil das Gegenteil physikalisch unmöglich sei. Doch scheint gegen diese Auffassung der Umstand zu sprechen, daß die Natur für die Abstimmung der Transpiration die mannigfaltigsten und feinsten Mittel in Anwendung bringt. Und folgende Beobachtung aus der freien Natur deutet

A. M. Smith gerade im entgegengesetzten Sinne. Bei einer großen Zahl von Bäumen in Paradeniya beginnt das neue Wachstum in der trockensten Zeit des Jahres, und der genannte Forscher vermutet, daß nur zu dieser Zeit der Transpirationsstrom kräftig genug sei, um die nötigen Nährsalze emporzuschaffen. Doch, abgesehen von dieser Bedeutung, stellen die Spaltöffnungen die Hauptwege des Wasserdampfs, auch die hauptsächlichsten Hilfsorgane der Atmung und Assimilation dar: sie vermitteln den Luftaustausch zwischen dem Blattinnern und dem Außenraum. Ihre Offenhaltung durch den Transpirationsstrom ist also eine Notwendigkeit. Ferner hängt von der Transpiration der Turgeszenzzustand der Pflanze ab, der das Wachstum erheblich beeinflußt.

Was ist nun die Hauptbedingung für eine ausreichende Transpiration in sehr feuchter Luft? Eine Verdunstung seitens der Blätter ist selbst in völlig mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre dann noch möglich, wenn die Temperatur der Blätter höher ist als die der umgebenden Luft. Da alle Pflanzen sich durch die Atmung in geringem Grade erwärmen, so transpirieren sie vermöge dieser Lebenstätigkeit in geringem Maße selbst noch im dampfgesättigten Raum. Durch Abkühlung würde der Verdunstung ein Ende bereitet werden können. Sie träte nun tatsächlich ein, wenn sich nach einem Regen große Wassertropfen auf den Blättern hielten; diese müßten durch ihr langsames Verdampfen die Temperatur des Laubes herabsetzen. Hier ist so recht der Zweck möglichst vollkommener Wasserableitungseinrichtungen zu erkennen. Durch sie wird die Hauptmasse des Regenwassers entfernt, und der Rest breitet sich zu einer dünnen, bald verdunstenden Schicht aus.

Aber auch unmittelbar fördert die schnelle Entfernung des Wassers von den Blättern die Transpiration, nämlich dadurch, daß sie die Verstopfung der Spaltöffnungen verhindert. Denn der Regen kann nicht unmittelbar in diese eindringen, da die in ihnen befindliche Luft durch die auffallenden Tropfen zusammengedrückt wird und der Flüssigkeit Widerstand entgegensetzt. Bliebe das Wasser aber längere Zeit stehen, so würde die kleine Luftmenge durch Lösung allmählich darin übergehen, und das Wasser fände nun freien Zutritt zu den Poren, würde aber, da diese ihrer Kleinheit wegen starke Kapillaranziehung ausüben, nicht bald wieder aus ihnen verschwinden und so Transpiration und Gasaustausch erheblich schädigen können. Für die Vegetation feuchter Gebiete hätte dies um so mehr zu bedeuten, als bei ihr Spaltöffnungen, die sonst mehr auf die Blattunterseite beschränkt sind, auch auf der Oberseite reichlicher auftreten, und zwar gerade zu dem Zwecke der Transpirationsbeförderung.

Im Anschluß daran sollen hier gleich noch die übrigen in der äußeren und inneren Ausgestaltung des Blattes liegenden Mittel der Verdunstungssteigerung angeführt werden. Sie stellen überall das Gegenteil von dem dar, was bei den Gewächsen trockner Klimate verdunstungshemmend wirkt. Die Pflanzen feuchter Standorte bilden eine große, flache Blattspreite aus, die in vielen Fällen hautzart oder wenigstens verhältnismäßig dünn ist, so daß sie leicht durchstrahlt werden kann. Denn Wärme- und Lichtstrahlen — letzte durch Umsetzung in Wärme — erhöhen die Transpiration. Bei manchen Farnen ist die Blattsubstanz außerordentlich dünn, bei den Hautfarnen (Hymenophyllazeen), die nach dieser Eigentümlichkeit den Namen tragen, stellen sie nur ein Häutchen aus einer einzigen Zellschicht dar. Der Oberflächenvergrößerung und besseren Durchstrahlung dient auch, wie schon erwähnt, die Zerschlitzung der Blätter.

Die Kutikula, die bei den Sonnenpflanzen eine Verdickung erfährt, ist bei den Bewohnern schattiger Orte gewöhnlich dünn oder wenigstens in viel geringerem Grade mit Kutin durchsetzt, dem Stoff, der sie, wie wir gesehen haben, für Wasserdampf undurchlässig macht. Auch Haarbekleidung, Wachsausscheidung und dergleichen fehlt den hygrophilen Blättern. Ferner sind die Spaltöffnungen, deren Zahl stark vermehrt ist, nicht in windstille Räume eingesenkt, sondern liegen mit der Kutikula in gleicher Höhe oder sind auf schornsteinartigen Bildungen sogar über die Blattfläche erhoben. Von innerlichen, anatomischen Eigentümlichkeiten ist hauptsächlich das lufthaltige Interzellularsystem, das mit den Spaltöffnungen in unmittelbarer Verbindung steht, durch die Vergrößerung seiner Räume der Transpiration dienstbar.

Alle diese Einrichtungen sind gewissermaßen Vorbedingungen für die Erleichterung der Transpiration. Ihr tatsächliches Eintreten in sehr feuchter oder sogar gesättigter Atmosphäre hängt, wie schon gesagt, von einer Überwärmung der Blätter über die umgebende Luft ab. Und da die Atmungswärme doch nur gering ist, so werden besondre Einrichtungen zur Erhöhung der Blattemperatur den Pflanzen des Tropenwaldes, besonders der in der feuchtesten Atmosphäre wachsenden Bodenvegetation, für ihre Transpiration zugute kommen. Stahl hat in der Tat gewisse Eigenarten, die gerade diesen Pflanzen zukommen, in diesem Sinne gedeutet. Wie schon auseinandergesetzt, erklärte er bei dem Kernerschen Versuch mit Satureja und Linum in alpiner Höhe die Aufgabe des in erster Pflanze gebildeten Blattrots nicht als Lichtschirmwirkung gegen das intensive Alpenlicht, sondern als Wärmespeicherung. Und dieselbe Erklärung gibt er für die gerade bei Bodengewächsen des tropischen Urwaldes außerordentlich weite Verbreitung roter Farbstoffe in den Blättern. Daß diese Wärmespeicherung der Verdunstungssteigerung dienen muß, wird jetzt noch einleuchtender sein, als an der früheren Stelle, die über das Blattrot handelt (S. 266).

Die Rotfärbung an den Blättern der Urwaldpflanzen beschränkt sich in vielen Fällen auf die Unterseite, auf der häufig das Grün vollständig verdrängt ist. Seltner tritt es in einzelnen größeren oder kleineren Flecken auch auf der Blattoberfläche auf. Hier finden sich vielmehr häufig hellere Färbungen als Grün, nämlich Gelbgrün, Goldgelb, Grauweiß, Silberweiß, Reinweiß. Und diese Farben treten nun im Gemisch mit dem Rot auf, so daß die Laubblätter der tropischen Urwaldbodenpflanzen an Buntheit zuweilen mit den Blüten wetteifern und sie an Kraft der Färbung und Mannigfaltigkeit der Farbentöne nicht selten übertreffen. Zahlreiche Arten sind dieser Eigenschaft wegen in unsre Gewächshäuser eingeführt worden und werden in ihren natürlichen oder in gärtnerisch noch weiter gezüchteten Formen gepflegt. Denken wir nur an die Hunderte verschiedner Kaladien. Überhaupt stellt die Familie der Arazeen eine große Zahl buntblättriger Arten. Sehr bekannt ist die Erscheinung auch bei den Begonien. Andre Fälle finden sich vornehmlich in den Familien der Kommelinazeen, Marantazeen und Orchideen, der Urtikazeen und Piperazeen, der Melastomatazeen, Gesnerazeen, Akanthazeen und Rubiazeen: alles Familienkreise, die zum großen Teil oder fast ausschließlich der Bodenvegetation des Urwaldes angehören. Gedeihen doch auch die, die den Weg in unsre Glashäuser gefunden haben, in deren wärmsten und feuchtesten Abteilungen am besten und verraten schon dadurch die Wachstumsbedingungen ihrer heimatlichen Standorte.

Daß die Rotfärbung durch einen im Zellsaft gelösten Farbstoff zustande kommt, haben wir oben schon gesehen. Ganz anders verhält es sich mit den hellen Blattflecken, die, wie weißes Haar, weiße Blüten und die Farbe des Schnees, auf eine rein physikalische Erscheinung zurückzuführen sind. An solchen hellen Blattpartien finden sich unter der Oberhaut, zwischen ihr und dem Assimilationsgewebe, mehr oder weniger ausgedehnte Hohlräume, die mit Luft erfüllt sind, so daß Totalreflexion des auffallenden Lichtes stattfindet. Scheinen die Töne der hellen Bezirke etwas ins Gelbliche, so beruht das auf Vorhandensein vergilbter Chlorophyllkörner.

Abb. 23.
Lichte Baumsavanne in Ostafrika während der Trockenzeit. Die meisten Bäume stehen laublos. Die Blätter in der Krone des links im Vordergrunde stehenden Baumes gehören nicht diesem an, sondern der Liane, die in ihm wuchert, einer sukkulentblättrigen Cissus. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Obgleich es scheinbar eine widersinnige Behauptung ist, schreibt Stahl diesen hellen Blattflecken doch eine den roten Partien gleiche Funktion zu. Wie die dunklen Stellen bei Sonnenbestrahlung sich rascher und stärker erwärmen, so geben sie zur Zeit der Ausstrahlung, die bei bewölktem Regenhimmel und während der Nacht vor sich geht, die Wärme auch schneller und gründlicher wieder ab. Dagegen erwärmen sich die weißen Stellen infolge der Reflexion der Strahlen zwar nicht so schnell, kühlen sich aber auch langsamer ab. In der Zeit der Ausstrahlung werden also die hellen Stellen länger eine höhere Temperatur bewahren als die grünen und roten und infolgedessen der Verdunstung dann in höherem Maße dienen. Die hellen Flecken der Blätter er-

füllen also zur Zeit der Ausstrahlung dieselbe Funktion wie die roten Flecken bei Sonnenbestrahlung. Sie werden deshalb für die Pflanze an Bedeutung in demselben Maße zunehmen, wie an den heimatlichen Standorten die Ausstrahlung der Blattfläche die Zustrahlung zeitlich überwiegt, ein Verhältnis, das in den feuchten Gebirgsgegenden der Tropenländer, wo die Sonnenstrahlen nur wenige Stunden, und zwar meist sehr geschwächt, zur Pflanzendecke des Urwaldbodens gelangen, oft genug verwirklicht ist. Es gibt eine Anzahl von Tropenpflanzen, bei denen die hellen Bezirke der Blätter die dunklen an Ausdehnung übertreffen, ja oft bis auf geringe Reste verdrängen, so bei der Orchidee Cypripedium Lawrenceanum, der Bromeliazee Cryptanthus Beukeri, besonders aber bei einer Varietät der Arazee Dieffenbachia picta. Es ist zu vermuten, daß die natürlichen Standorte dieser Pflanzen die ungleiche Zeitverteilung der Bestrahlung und Ausstrahlung in äußerstem Maße zeigen.

In Übereinstimmung mit dieser Deutung steht die Tatsache, daß die weißen Flecken, wie ich durch Vergleich einer Reihe von Gewächshauspflanzen gefunden habe, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich auf die Oberseite der Blätter, die der stärkeren Ausstrahlung ausgesetzt ist, beschränken. Zuweilen schimmern sie infolge der Blattdünne auf der Unterseite durch, wo sie dann wegen des deckenden Chlorophyllgewebes gelblich erscheinen. Gut in Einklang bringen mit der Stahlschen Erklärung läßt sich ferner das Auftreten weißer Flecken bei vielen sukkulenten Steppen- und Wüstenpflanzen, wo sie auf den Blättern, zonenweise mit grünem Gewebe abwechselnd, oft breite Binden bilden, wie bei sehr vielen Bromeliazeen, bei Agave-, Aloe- und Sanseviera-Arten. Diese Gewächse sind in jenen offnen Formationen der Ausstrahlung in hohem Maße preisgegeben. Sind doch die Unterschiede der Tag- und Nachttemperatur in Wüsten und Steppen oft übermäßig. Durch die Wirkung der nicht selten breiten Raum einnehmenden weißen Flecken muß die Ausstrahlung der Blätter gemindert, die tägliche Temperaturschwankung der Pflanze also gemildert werden. Wie man sich diese Wirkung physikalisch vorzustellen hat, ist nach Stahls Ausführungen allerdings nicht ganz klar. Infolge der Totalreflexion soll die Luft in den unter der Epidermis sich erstreckenden Hohlräumen weniger erwärmt werden. Luft wird aber durch Strahlung so gut wie gar nicht erwärmt. Die vollkommene Rückstrahlung also hat nicht viel zu sagen. Jene Flecken und Binden sehen einer physikalischen Notwendigkeit gemäß weiß aus; doch hängt ihre weiße Farbe mit ihrer Wirkung nicht unmittelbar zusammen. Diese beruht wohl vielmehr in dem schlechten Wärmeleitungsvermögen der Luft, durch das die unter den weißen Bezirken liegenden grünen Gewebe, die recht lebhaft ausstrahlen würden, länger ihre Wärme behalten. Ferner tritt in der Nacht sicher ein lebhaftes Wärmegefälle durch Leitung aus den grünen Blattpartien an die Luft der weiß erscheinenden Hohlräume ein. Von dieser aber wird die Wärme weniger leicht ausgestrahlt als von jenen. — Im Gegensatz zu weißen Flecken findet sich Blattrot bei Pflanzen offner Gebiete nicht sehr häufig. Es würde während der Zeit der Bestrahlung, die an sich schon intensiv genug ist, noch besonders die Wärme speichern, eine Leistung, die der Pflanze unter diesen Umständen eher schaden als nützen würde.

Die hier über das Blattrot gemachten Angaben sollen keineswegs seine biologische Bedeutung erschöpfend kritisch behandeln. Zur Entscheidung darüber werden

außertropische Gebiete wesentliche Beiträge stellen. Wer tiefer in die Frage eindringen will, sei auf ihre monographische Behandlung durch Buscalioni und Pollacci hingewiesen.

Schließlich muß hier noch einmal des Samtglanzes gedacht werden, der durch die papillenförmige Vorwölbung der einzelnen Oberhautzellen auf den Blättern entsteht. Wir hatten schon gesehen, daß vermöge der so eintretenden Kapillaranziehung das Regenwasser auf der Blattfläche zu einer dünnen, leicht verdunstenden Schicht ausgebreitet wird. Doch dienen sie der Transpirationserhöhung auch unmittelbar dadurch, daß die linsenähnlichen Vorwölbungen einen „Strahlenfang" darstellen. Bei Blättern mit ebner Epidermis richtet sich die Beleuchtungsstärke der Blattfläche nach dem Einfallswinkel der Lichtstrahlen; je schräger sie auftreffen, um so weniger Licht empfängt das Blattinnere. Dem wird durch die kegelförmige Aufwölbung der Epidermiszellen entgegengearbeitet, die auch noch stark seitlich einfallende Strahlen dem Blatte unreflektiert zuleiten. Die Samtblätter werden deshalb gerade an den schattigsten Standorten am Platze sein, an denen die Pflanzen hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, auf die zerstreute, von allen Seiten auf sie treffende Strahlung angewiesen sind. Es wird der „Strahlenfang" der Papillen sicher auch der Kohlenstoffassimilation des Chlorophylls zugute kommen. Doch sprechen gewisse Gründe dafür, daß der Hauptnutzen in der Beförderung der Transpiration zu suchen ist. Denn da, wo diese auf andre Weise erreicht wird, fällt die Vorwölbung der Oberhautzellen weg, z. B. über den hellen Bezirken bunter Blätter.

Abb. 24.
Agave filifera (Mexiko). Blattsukkulente. Die an den Blatträndern sitzenden Fäden dienen als wärmeableitende Organe. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Auch Haberlandt sieht die mehr oder minder steil kegelförmigen Papillen der „Samtblätter" als Strahlenfänge an, ihre abgerundeten Spitzen als Sammellinsen. Er findet darin ein ausgezeichnetes optisches Hilfsmittel der Pflanzen, um sich über die Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren und danach die Laubblattflächen der günstigsten Beleuchtung zuzuwenden. Die Höhe der Papillen ermöglicht es, daß die abgerundeten Kuppen auch bei Benetzung des Blattes noch gleich Inseln aus dem

Wasser hervorragen und ihren Dienst verrichten können. Man dürfe daher in der kegelförmig papillösen Oberhaut der Samtblätter eine Anpassung an die häufige und andauernde Benetzung erblicken, der die betreffenden Pflanzen an ihren natürlichen Standorten ausgesetzt sind. Diese Auffassung läßt sich mit der Stahlschen Ansicht wohl vereinigen.

Trotz aller eben geschilderten Förderungsmittel erreicht die Transpiration der Pflanzen feuchter Tropengebiete im allgemeinen keinen besonders hohen Grad, bleibt z. B. hinter der der mitteleuropäischen Gewächse um das Zwei- bis Dreifache zurück. Um so merkwürdiger erscheint die Tatsache, daß sich in nicht seltnen Fällen auch bei Pflanzen feuchter Tropengebiete Einrichtungen finden, die auf Transpirationsherabsetzung abzielen. Dazu ist wohl die Erscheinung der „Hängeblätter" zu rechnen. Bei einer großen Zahl von Holzpflanzen hängen die jungen Blätter, die meist noch kein Chlorophyll enthalten und häufig heller oder dunkler rot gefärbt sind, von den Zweigspitzen senkrecht abwärts. Bei vielen unsrer heimischen Bäume, an denen man im Frühjahr dieselbe Beobachtung machen kann (Roßkastanie), wird dieses Verhalten wohl mit Recht als Kälteschutz, als Mittel zur Herabsetzung der nächtlichen Ausstrahlung, betrachtet. Was das Zustandekommen der Hängelage betrifft, so ist sie, wie Czapek nachgewiesen hat, nicht die Folge eines „turgorlosen Zustandes" während der ersten Entwicklungsstadien der jungen Organe, sondern steht mit dem Fehlen der noch nicht ausgebildeten mechanischen Elemente im Zusammenhang. Die Aufrichtung erfolgt dadurch, daß die Gelenkpolster der Blätter an der Unterseite stärker wachsen als oben, ein Verhalten, das an die Aufwärtskrümmung der Halmknoten lagernden Getreides erinnert.

Hängendes Junglaub findet sich z. B. bei Monstera deliciosa, einer unter dem Namen „Philodendron" auch kultivierten Warmhaus- und Zimmerpflanze, beim Kakaobaum, beim Durian, bei tropischen Eichen- und Ahorn-Arten, beim Mangobaum, dem Para-Kautschukbaum (Abb. 19) und vielen andren. Eine gewisse Gruppe von Cäsalpinioideen, zu denen Parinarium, manche Cynometra-Arten, Amherstia, Brownea u. a. gehören, ferner einzelne Arten der Konnoracee Rourea, lassen die ganzen jungen Triebe, die bis handlang sein können, mit ihren sämtlichen Blättern wie ein Büschel abwärts hängen. Diese Jungtriebe kommen aus den sehr angeschwollenen Knospen, in denen die Internodien eine starke Streckung erfahren haben, über Nacht hervor, erscheinen gleichsam plötzlich ausgeschüttet, weshalb man nach ihrem ersten Beobachter Treub von „Schütteblättern" spricht.

Wie schon erwähnt, ist diese Hängelage junger Organe von Stahl als Mittel zur Vermeidung von Regenverletzungen gedeutet worden. Dagegen sprechen aber die Beobachtungen Wiesners. Dieser Forscher hält die Hängelage für einen Schutz des Chlorophylls vor Überlichtung, eine Ansicht, die dadurch hinfällig wird, daß die Blätter in diesem Stadium meist noch kein Chlorophyll besitzen. Wenig Wahrscheinlichkeit kommt auch Czapeks Ansicht zu, nach welcher bei dem raschen Wachstum der jugendlichen Blätter durch ihr Abwärtshängen der verfügbare Raum besser ausgenützt wird. Ich möchte mich Keeble anschließen, der in der Hängelage einen Transpirationsschutz sieht. Durch welche Faktoren aber im einzelnen diese Wirkung erzielt wird, erscheint mir noch nicht geklärt. Die Sonnenbestrahlung wird bei der senkrechten Lage

der jungen Blätter natürlich gemildert und dadurch zugleich die Verdunstung. Andrerseits bietet die Hängelage und die teilweise gegenseitige Deckung der Blätter in den Büscheln einen Schutz vor Ausstrahlung und damit ein Mittel zur Transpirationserhöhung. In demselben Sinne wirkt die häufige Anwesenheit von Blattrot durch Wärmespeicherung.

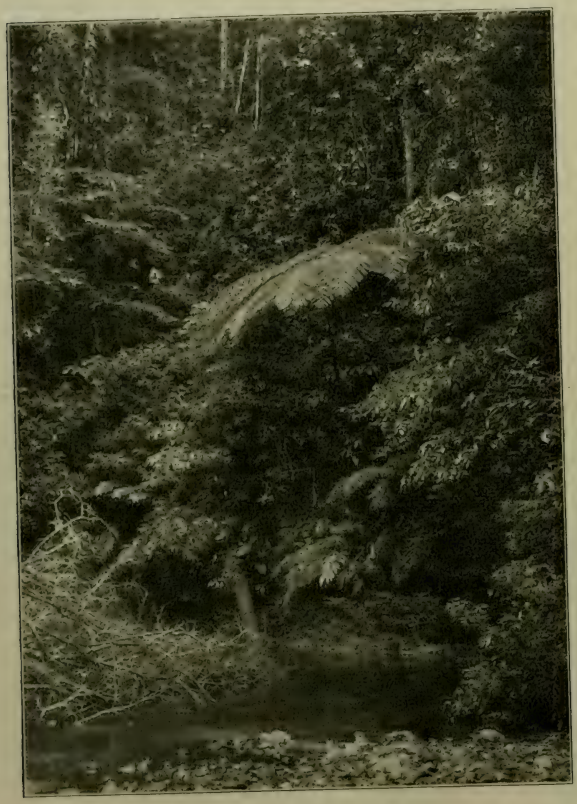


Abb. 25.
Wasserlauf im dichten borneanischen Urwald, mit Baumfarn (Alsophila latebrosa). (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Während die Erscheinung der Hängeblätter also nicht sicher als Transpirationsschutz angesprochen werden kann, finden sich andre Einrichtungen, die wir bei der xerophilen Vegetation schon zweifellos als diesem Zweck dienstbar erkannt haben, vor allem die verschiednen Formen von Wasserreservoiren wie typisches Wassergewebe, Schleimzellen, Speichertracheiden. Sie sind der Kokosnuß, vielen Feigenarten, dem Kakaobaum, auch krautigen Gewächsen wie Peperomia, Biophytum sensitivum und manchen andren eigen. Die direkten Schutzeinrichtungen, wie dickwandige, stark kutikularisierte Epidermis, eingesenkte Spaltöffnungen, Haarbekleidung usw., die die Verdunstung dadurch herabsetzen, daß sie die Durchlüftung der Blätter erschweren, fehlen zwar nicht gänzlich, treten aber gegen jene andern, die wasserzurückhaltend wirken, sehr in den Hintergrund.

Diese Einrichtungen sind nun nach Haberlandt auch bei tropischen Feuchtpflanzen erklärlich. Denn wenn auch die Gesamtverdunstung dieser Pflanzen verhältnismäßig gering ist, so erreicht doch die Transpiration in den hellen Vormittagsstunden, besonders bei direkter Besonnung, so beträchtliche Werte, daß die Gefahr,

wenn auch nicht gerade des Vertrocknens, so doch des Welkens außerordentlich nahe gerückt wird. Wiesner hat nachgewiesen, wie stark die Verdunstung grüner Pflanzenteile durch Umsetzung des in das Chlorophyll einstrahlenden Lichtes in Wärme gesteigert wird. Nach Detleffsen und Pfeffer wird von der Menge des zugestrahlten Sonnenlichtes weniger oder nur wenig mehr als 1% für die Assimilation von den Pflanzen benutzt. Durch sehr genaue Untersuchungen wiesen Frost Blackmann und Gabrielle Matthaei dann nach, daß die Lichtintensität, die zur Assimilation verwendet wird, dieses Maß zwar übersteigt, aber immerhin sehr gering und ganz konstant ist, so daß die meisten der vom Blatt absorbierten Strahlen nicht auf die Assimilation, sondern auf die Verdunstungsgröße allein Einfluß besitzen.

Wenn es nun, wie gesagt, bis zu einem Vertrocknen auch wohl kaum kommt, so ist doch schon das bloße Welkwerden der Blätter mit einem sehr beträchtlichen Nachteil für die Pflanze verbunden, da welke Blätter wegen der bei ihnen eintretenden Schließung der Spaltöffnungen auch unter sonst günstigen äußeren Bedingungen nicht assimilieren. Da aber gerade jene Tagesstunden, die die Gefahr zu starker Transpiration mit sich bringen, für eine ausgiebige Assimilationstätigkeit weitaus am günstigsten sind, so ist es für die Pflanze von größter Wichtigkeit, daß zu dieser Tageszeit die Blätter nicht welk werden. Daß zu diesem Zwecke die direkten Transpirationsschutzeinrichtungen nur in beschränktem Maße Anwendung finden, erscheint, wie ebenfalls Haberlandt dargelegt hat, begreiflich, da ja die Gefahr des Austrocknens nicht gerade vorliegt, eine erschwerte Durchlüftung, wie sie jene Einrichtungen nach sich ziehen, aber zugleich die Assimilation beeinträchtigt.

Abb. 26.
Dumpalme, Hyphaene coriacea (Ostafrika), mit verzweigtem Stamm.
(Aufnahme von Dr. Malguth.)

Die Ausbildung von Wasserspeichern wird dagegen um so mehr am Platze sein, als ihre tägliche Füllung in den Nachmittags- und Nachtstunden, wenn die Transpiration aufs äußerste sinkt, zugleich ein Mittel darstellt, die von dem sehr bedeutenden Wurzeldruck emporgepreßte Wassermenge, die leicht in die durchlüfteten Interzellularräume dringen könnte, unschädlich zu machen. So erfüllen Wassergewebe, Schleimzellen und Speichertracheiden der Laubblätter im feuchten Tropenklima eine doppelte Aufgabe: in den heißen, sonnigen Vormittagsstunden verhüten

sie das die Assimilation in hohem Grade beeinträchtigende Welken der Blätter, und nachts bilden sie gewissermaßen ein Überschwemmungsgebiet zur Aufnahme des vom Wurzeldruck reichlich emporgetriebnen Wassers, das, wenn es seinen Weg in die Interzellularräume fände, die gehörige Durchlüftung der Pflanze verhindern würde.

Daß diese Deutung der Tatsachen das Richtige trifft, beweist eine Gruppe von Pflanzen, die ein sehr stark ausgebildetes Wassergewebe besitzen, nämlich die verwandten Familien der Musazeen, Kannazeen, Marantazeen und Zingiberazeen. Sie wachsen zwar am feuchten Urwaldboden, aber meist an lichteren Stellen, viele mit Vorliebe am Waldrande und auf kahlgeschlagnen Blößen, so daß gerade für sie die transpirationssteigernde Wirkung direkter Bestrahlung in den gefährlichen Vormittagsstunden besonders groß ist. Sie nehmen denn z. T. auch noch die Mittel zur direkten Verdunstungsminderung, wie Behaarung, Variationsbewegungen oder Einrollung der Blätter, zu Hilfe; am wenigsten noch Musa, die sich auch am meisten im Waldesschatten hält. Auch für die den Oberwuchs bildenden Bäume des Waldes, deren Kronen von der Sonne ungehindert getroffen werden, muß Transpirationsschutz in den gefährlichen Tagesstunden von hoher Bedeutung sein.

Damit im Zusammenhang stehen die Einrichtungen zur Abscheidung flüssigen Wassers, wie sie an feuchten und schattigen Standorten auch unsrer heimischen Vegetation durchaus nicht fehlen, bei den Pflanzen feuchtwarmer Tropengebiete aber noch verbreiteter und mannigfaltiger sind. Denn selbst jene Speichergewebe vermögen noch nicht den ganzen Überschuß des während der trüben Tagesstunden und der Nacht von den Wurzeln zur Krone emporgedrückten Wassers aufzunehmen. Der innere Überdruck des Wassers ist bei tropischen Feuchtpflanzen deshalb so groß, weil ihnen im Boden stets Wasser im Überfluß zur Verfügung steht, das durch die Wurzeln ständig aufgenommen wird, während ein Ausstoßen von Wasserdampf durch Transpiration zur Nachtzeit, in der die Luftfeuchtigkeit sehr hoch und die Blattemperatur kaum höher als die umgebende Luft ist, nur in geringem Maße oder gar nicht stattfindet. Durch den in den lebenden Zellen entstehenden Überdruck kann das Wasser, wie schon wiederholt erwähnt, leicht in die Interzellularräume gepreßt werden. Diese sind aber dazu bestimmt, von atmosphärischer Luft durchströmt zu werden, deren Anwesenheit im Innern der Pflanze diese erst zu den notwendigen Lebenstätigkeiten der Atmung und Assimilation befähigt. Durch eintretendes Wasser würde aber die Luft aus den Interzellularräumen verdrängt und so Atmung und Assimilation unterbunden. Daß bei genügender Bodenfeuchtigkeit und geminderter Transpiration tatsächlich eine gewaltige Wasseranhäufung im Innern der Pflanzen stattfindet, dafür sprechen zwei Tatsachen: erstens die sogenannte „Schwellungsperiode“ und dann die bekannte Erscheinung des „Blutens“ der Pflanzen. Die Gewächse, auch die Stämme der Bäume, haben nicht zu allen Zeiten genau denselben Umfang. Des Nachts z. B. nehmen sie um ein geringes an Umfang zu, eben eine Folge der vermehrten Wasseraufnahme bei herabgesetzter Verdunstung. Auf denselben Grund ist das „Bluten“, d. h. das reichliche Saftausströmen an beschnittenen oder angebohrten Stämmen (Weinstock, Birke) zurückzuführen. Molisch und Figdor haben außerordentlich hohen Blutungsdruck an tropischen Bäumen nachgewiesen. Volkens berichtet von einer afrikanischen Parkia, die noch kahl, aber kurz vor dem Treiben stand, daß aus der angestochnen Rinde ein

Wasserstrahl fast meterweit hervorschoß. Und mit diesem innern Überdruck des Wassers wird, wie gesagt, die Injektionsgefahr für die Interzellularräume dringend. Ihr begegnet die Pflanze dadurch, daß sie, auch ohne zu transpirieren, Wasser an ihren oberirdischen Vegetationsorganen ausscheiden kann und zwar in tropfbar flüssiger Form. Schon in unsrem Klima kann man nicht selten nach feuchten Nächten des Morgens an den Blättern zahlreicher Pflanzen Wassertröpfchen hängen sehen, deren regelmäßige Anordnung schon dagegen spricht, daß es etwa Tautropfen wären. Sie sitzen besonders entlang des Blattrandes an den Spitzen der Zähnchen. Denn gerade hier finden sich in der heimischen Flora hauptsächlich jene Organe, die das Wasser auszuscheiden vermögen, und die von Haberlandt als „Hydathoden", d. h. Wasserwege, bezeichnet worden sind. Derselbe Forscher hat an tropischen Pflanzen die mannigfachsten Formen dieser Organe nachgewiesen, vom einfachen Haar bis zur komplizierten Drüse. Manche bilden sie in solcher Menge aus, daß beide Blattseiten ganz mit ihnen bedeckt sind und des Morgens vollkommen feucht erscheinen. Bei der Ikazinazee Gonocaryum pyriforme fanden sich an beiden Blattseiten mehr als 50 Hydathoden auf 1 Quadratmillimeter. Auch als Wasserspalten in der Epidermis mit direktem Anschluß an die Leitungsbahnen der Gefäßbündel treten die Hydathoden auf, so besonders bei vielen Farnen, wo sie sich äußerlich als feuchte Grübchen zu erkennen geben. Bei manchen Arten (z. B. Polypodium nigrescens) trifft man sie über die ganze Blattoberseite gleichmäßig zerstreut, bei andern (z. B. Polypodium aureum) kommen sie hauptsäch-

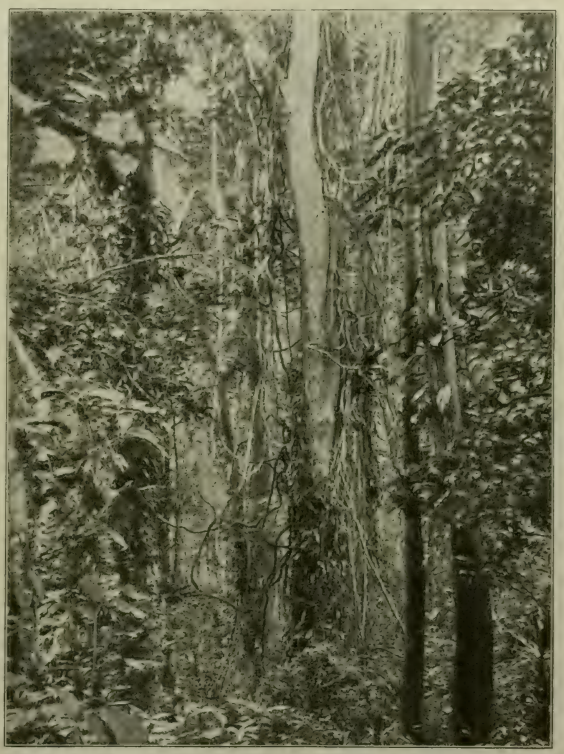


Abb. 27.
Lianengewirr im Urwald von Usambara (Ostafrika).
(Aufnahme von Dr. H. Prell.)

lich längs der Blattränder, eine fortlaufende Reihe bildend, vor. Haberlandt schreibt darüber: „Im Buitenzorger botanischen Garten gehört die Wasserausscheidung seitens der Blätter verschiedner Farne zu den auffallendsten und schönsten Erscheinungen dieser Art. Große Tropfen sitzen frühmorgens in gleichen Abständen längs der Blattränder oder verteilen sich gleichmäßig über die ganze Blattoberseite." — Erwähnt möge zum Schluß noch werden, daß viele der Hydathoden nicht nur zur Wasserabscheidung, sondern unter Umständen auch als wasseraufnehmende Organe dienen können.

Abb. 28.
Urwald auf Borneo. Starke Liane um einen Baum windend. Dichte Bodenvegetation aus Zingiberazeen und Farnen. Hier und da gelangt Sonnenschein bis auf den Boden. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine sehr eigenartige Einrichtung sind die bei manchen Tropenpflanzen auftretenden „Wasserkelche", die zuerst von Treub bei dem schönen Bignoniazeenbaum Spathodea campanulata entdeckt wurden. Die fünf Blätter, aus denen die Blütenkelche dieser Pflanze bestehen, sind so eng und vollständig miteinander verwachsen, daß sie einen schlauchförmigen, nach oben sich verengenden, vollständig geschloßnen Hohlraum darstellen, in dem die Blumenkrone mit den Staub- und Fruchtblättern völlig zur Entwicklung kommt. Eines Morgens springt der Schlauch mit einem Riß auf und in ganz kurzer Zeit entfaltet sich die leuchtend rot gefärbte Krone. Ihre Ausbildung ist in einem Wasserbade vor sich gegangen. Denn bis zum Aufplatzen ist der Kelchschlauch prall mit Wasser angefüllt, das von drüsenartigen Gebilden auf seiner innern Fläche ausgeschieden wird und in dem Schlauch unter geringem Drucke steht, so daß, wenn man ihn mit einer Nadel ansticht, ein feiner Strahl herausdringt. Damit durch diesen Druck der Kelch nicht vor der Zeit gesprengt wird, sind die Kelchzipfel nach oben zu, wo sie nicht mehr direkt verwachsen sind, mehr oder weniger stark miteinander verzahnt, und noch andre Einrichtungen zum wasserdichten Verschluß des Kelches sind getroffen.

Noch bei andern Pflanzen finden sich Wasserkelche. Etwa 20 Arten aus verschiednen Familien (Zingiberazeen, Vitazeen, Verbenazeen, Solanazeen, Skrophulariazeen, Bignoniazeen, vielleicht auch Melastomatazeen), sind bisher bekannt geworden. Da bei manchen von ihnen sich auch die Blumenkrone an der Wasserausscheidung beteiligt, so hat Koorders vorgeschlagen, den Namen Wasserkelch durch „Wasser-

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Victoriasee bei Muanza mit Schilfvegetation und schwimmenden Rasen von Pistia stratiotes
Auf dem flachen Stein links sitzen Wasservögel (Schlangenhälse)
(Nach einer Aufnahme von Dr. Kochan.)

knospe" zu ersetzen. In andern Fällen finden sich nicht solche geschlossnen Kelche, sondern die Entwicklung der Blüte in einem Wasserbade wird auf andre Weise erreicht, nämlich dadurch, daß dicht unter den Blüten kahnartige Brakteen (Tragblätter) stehen, in denen sich von der Pflanze selbst ausgeschiednes Wasser oder auch Regen und Tau ansammelt. Diese Einrichtungen kann man bei einigen Hundert Pflanzen beobachten. Einen der interessantesten Fälle stellt eine bei Buitenzorg häufig wachsende Aneilema-Art (Kommelinazee) dar. Bei ihr werden die kahnförmigen Brakteen sehr groß, und in dem darin sich sammelnden Wasserbade entwickeln sich die Blütenknospen. Nur zur Herbeiführung der Befruchtung erheben sich die Blüten durch Aufbiegung des Blütenstiels kurze Zeit über den Wasserspiegel, um sofort nach der Bestäubung wieder hinabzutauchen und die Fruchtbildung unter Wasser zu vollziehen.

Bei einzelnen Pflanzen mit Wasserknospen schließt sich der Kelch nach dem Verblühen wieder und fährt fort, Wasser auszuscheiden, so daß auch hier die Fruchtentwicklung in der Flüssigkeit vor sich geht. Natürlich nimmt der Kelch dann mit dem Wachstum der Frucht an Größe zu — „postflorale Kelchvergrößerung" — und springt erst auf, wenn sie ganz reif ist. Solche Früchte bilden nur eine sehr schwache Schale aus, und eine etwaige Verholzung tritt erst unmittelbar vor der Samenreife ein. Dieses Verhalten findet sich bei einer Konvolvulazee (Stictocardia tiliifolia), einer Verbenazee (Clerodendron Minahassae), zwei Solanazeen (Nicandra physaloides und Juanulloa parasitica) und wohl auch bei andren noch.

Das in den Kelchen befindliche Wasser ist nicht rein, sondern mit ihm zugleich wird auch Schleim ausgeschieden, der dann die Innenseite des Kelches und die Kronenaußenwand als mehr oder weniger dünne Schicht bekleidet. Unter Wasser lebende Gewächse sind vielfach mit einer solchen Schleimschicht bedeckt, die Goebel hier als Schutz gegen das Eindringen des umgebenden Wassers in das Pflanzengewebe gedeutet hat. Möglicherweise kommt — nach Koorders — dem Schleim der Wasserkelche dieselbe Aufgabe zu. Raciborski berichtet noch von andern Anpassungen solcher Blüten an das „Wasserleben". Bei zahlreichen Bromeliazeen entwickeln sich die Blütenstände in den noch zu besprechenden „Zisternen" fast bis zum Öffnen vollständig unter Wasser; z. B. bei Nidularium spathulatum. In den Epidermiszellen der äußeren Perigonblätter dieser Pflanze findet sich in großer Menge Kieselsäure abgelagert, und zwischen den Gefäßbündeln bilden sich große Interzellularräume, die von sehr lockrem Sternparenchym ausgefüllt sind: zwei bei Wasserpflanzen sehr verbreitete Erscheinungen.

Was ist aber der Zweck der ganzen Einrichtung? Als solchen hatte schon der erste Entdecker der Wasserknospen, Treub, Schutz der sich entwickelnden Blüte — bezw. Frucht — gegen Austrocknung angenommen, und das ist wohl auch heute noch die gangbarste Deutung. Man könnte diesen Zweck auf den gleichen Grund zurückführen, dem auch das Auftreten von Transpirationsschutzmitteln bei tropischen Feuchtpflanzen zuzuschreiben ist. Dann müßte allerdings noch erklärt werden, warum gerade die hier in Betracht kommenden Blüten eines solchen besonders kräftigen Schutzes bedürfen, Tausende andrer aber nicht. Bei Spathodea campanulata und Clerodendron Minahassae stehen sie allerdings an der Peripherie der Krone und sind deshalb der Sonne und dem Winde mehr ausgesetzt. Parmentiera cerifera, die ebenfalls Wasserknospen besitzt, birgt ihre Blüten aber im Laube. Andrerseits gibt es viele

Bäume mit peripheren Blüten, deren Kelche sehr kurz sind und wenig Schutz bieten können. Das kommt ganz besonders häufig in der Familie der Leguminosen vor; die Berlinia-Arten machen z. B., wenn sie blühen, einen ganz ähnlichen Eindruck in ihrem Habitus wie Spathodea, nur daß die Blüten weiß sind. Für Leea amabilis, eine strauchige Vitazee, die sich schon durch ihre bunten, samtglänzenden Blätter als typische Schattenpflanze zu erkennen gibt, bestreitet Hallier die Schutzaufgabe des Wasserkelches ausdrücklich.

Abb. 29.
Aus dem Urwald von Usambara (Ostafrika). Mannstarke Liane, sich allmählich immer mehr verzweigend.
(Aufnahme von Dr. H. Prell.)

Die vollständige Ausbildung der Blüte in einer geschlossnen Hülle, der beim Aufbrechen nur die Entfaltung zu folgen braucht, hat einige Ähnlichkeit mit der Entwicklung der Schütteblätter in der Knospe; und vielleicht werden beide Erscheinungen durch dieselben oder ähnlichen inneren Gründe veranlaßt, was zunächst allerdings mit dem Auftreten des Wassers in dem einen Fall noch nichts zu tun hätte. Auch bei Pflanzen, die keine Wasserknospen besitzen, kommt fertige Ausbildung der Krone und der Geschlechtsblätter innerhalb des geschlossenen Kelches vor. Nur der Durian (Durio zibethinus) sei erwähnt, dessen Blüte nur eine Nacht hindurch frisch ist und am frühen Morgen schon abfällt. Der Kelch springt erst in den Nachmittagsstunden des vorhergehenden Tages auf.

Erwähnt möge noch werden, daß Lagerheim für die amerikanische Solanazee Jochroma, bei der das Wasser im Kelch auch während der Blütezeit vorhanden ist, annimmt, daß es den Zweck habe, die Kolibris vom Aufschlitzen der Kronenbasis und dem Stehlen des Nektars abzuhalten; er will oft Einbruchslöcher im Kelch, aber niemals in der Krone gefunden haben. Dasselbe gibt Koorders für Clerodendron Minahassae aus dem malaiischen Archipel an, bei der das Kelchwasser ebenfalls die ganze Blütezeit über erhalten bleibt. Als Einbrecher kämen hier natürlich keine

Kolibris, sondern Honigvögel oder Hummeln in Betracht, doch will dieser Forscher Lagerheims Deutung nicht gelten lassen. „Denn wenn sich das Loch im Kelch nicht bald schließt, dann findet der folgende Kolibri den Kelch trocken, und den Weg zum Honig ebenso frei, wie wenn nie Wasser im Kelch gewesen wäre." Dagegen könnte man allerdings wieder anführen, daß die Tiere an einmal durchlöcherte Blüten nicht wieder herangehen, weil sie von zahlreichen andren Fällen her aus Erfahrung wissen, daß in ihnen gewöhnlich kein Honig mehr zu finden ist.

Von Jungner wird angegeben, daß in sehr feuchten Tropengegenden die weiße Farbe der Blüten vorherrsche, und Neger bestätigt aus dem subtropischen Regenwalde Chiles, daß alle Pflanzen, die während der Regenzeit blühen, rein weiße Blütenfarbe haben. Inwieweit diese Erscheinung, die nach meinen Beobachtungen aber doch viele Ausnahmen erleidet, mit den Klimaverhältnissen zusammenhängt, bedarf noch weitrer Untersuchung.

Es wurden soeben einige Beispiele dafür angeführt, daß heranwachsende Früchte vor Austrocknung geschützt sind. Sehr verbreitet scheint ein solcher Schutz — falls diese biologische Deutung zutrifft — nicht zu sein. Denn sonst müßte er doch wohl bei den Gewächsen offner, sonnendurchglühter Formationen zuerst auftreten. Ich selbst kenne gerade solche nicht ausreichend genug, habe aber in der Literatur nirgends dahin gehende Andeutungen gefunden. Fleischige Früchte, die in ihrem Fruchtfleisch Wasser speichern, könnten noch am ersten als Anpassung an ein sehr trocknes Klima erscheinen. Doch sind gerade sie in Wüsten- und Steppengebieten durchaus nicht in der Überzahl vorhanden. Bemerkenswert ist es vielleicht, daß die Früchte mancher Steppenpflanzen, wie Astragalus, auch zahlreicher Kakteen, von einem dichten Haarpelz umhüllt sind. Seine stärkste Ausbildung erreicht dieser aber wohl meist erst im Reifezustand der Frucht, so daß seine Schutzwirkung für die heranwachsende Frucht zweifelhaft erscheinen muß.

Dagegen sind von einigen botanischen Reisenden im Anschluß an ihre Beobachtungen über Feuchtigkeitsschutz am Laub ähnliche Einrichtungen auch für die Früchte immerfeuchter Tropengebiete angenommen worden. Vor allem hat man auch hier Träufelspitzen zu finden geglaubt, so Jungner in Kamerun, Neger in den chilenischen Feuchtwäldern. So weit meine Kenntnis reicht, scheint die Verbreitung hängender, zugespitzter Früchte für diese Anschauung keine Stütze zu bieten. Es gibt in trocknen Klimaten zahlreiche Früchte von länglicher, zugespitzter Form oder rundliche mit oft stark ausgezogner und säbelartig gekrümmter Spitze. Eins der auffälligsten Beispiele bieten manche Sterculia-Arten. Andrerseits könnte ich Hunderte von Früchten des tropischen Regenwaldes aufzählen, saftige wie trockne, die kugelrund sind. Besonders häufig sind solche in den Familien der Anakardiazeen, Sapindazeen, Guttiferen, Ebenazeen, Apozynazeen u. a. Bevor man die Frage nach der Schutzbedürftigkeit der Früchte gegen Nässe aufwirft, müßte klargestellt werden, welchen Schaden diese anrichtet. Der Hauptgrund, der eine schnelle Entwässrung des Laubes wünschenswert erscheinen läßt, Bewahrung vor Transpirationseinengung und Assimilationsminderung, fällt bei den Früchten doch wohl weg. Denn wenn sie im grünen Zustand während des Wachstums auch einen gewissen Teil der Baustoffe selbst bereiten können, so wird die Hauptmasse davon doch jedenfalls durch den Stiel zugeleitet.

Es könnte sich allerdings darum handeln, daß die Fruchtwand während des Heranwachsens einen ombrophoben Charakter trägt, wie denn Jungner tatsächlich von der Gefahr des Verfaulens spricht. Doch wäre das, wenn man es mit der Ombrophilie des Laubes vergleicht, höchst merkwürdig. Ich bin, bevor Versuche uns nicht besser belehren, zu der Annahme geneigt, daß die Schale bzw. das Fleisch heranwachsender tropischer Früchte durch Anreicherung fäulniswidriger Stoffe, wie es auch beim Laube feuchter Tropengebiete der Fall ist, gegen Verfaulen hinreichend Schutz findet. Dafür spricht der Terpentingeschmack und Gerbstoffgehalt so vieler tropischer Früchte.

Abb. 30.
Baumgruppe mit Phoenix reclinata in der Blackwengo-Ebene (Caprivi-Zipfel).
(Nach einer Aufnahme von Z. von Oetzen.)

III.

Die Periodizität der Vegetation in den Tropen.

Hier findet am besten Anschluß die Erörterung darüber, wie sich eine mit dem Klima zusammenhängende allgemeine Lebensäußerung der Pflanzen unter den besondern Verhältnissen der Tropen abspielt: die Periodizitätserscheinungen. Darunter versteht man den Wechsel von Perioden äußerer Ruhe und Lebenstätigkeit,

wie er uns z. B. im heimischen Klima aufs deutlichste entgegentritt in der winterlichen Kahlheit und sommerlichen Belaubtheit der Holzgewächse. In diesem Falle ist der Zusammenhang der angeführten Periodizitätserscheinungen mit den Jahreszeiten nicht zu verkennen. Im Herbst werfen Bäume und Sträucher ihr Laub, ziehen die krautigen Gewächse ihre oberirdischen Vegetationsorgane ein und im Frühjahr beginnen sie wieder zu treiben.

Dieser Zusammenhang zwischen der pflanzlichen Lebenstätigkeit und dem Klimawechsel ist heute in vielen Fällen ständig und nicht oder nur allmählich lösbar. Doch ist deshalb Klimawechsel noch nicht die letzte Ursache der Periodizitätserscheinungen im Pflanzenreich. Diese sind auf innere Veranlagung, bzw. rein physiologische Verhältnisse zurückzuführen und uns vorläufig noch nicht bekannt. Die Beobachtungen von Klebs beweisen seine in neuester Zeit aufgestellte Behauptung des Gegenteils wohl nicht. Man hat eine Erklärung darin zu finden geglaubt, daß durch die Assimilationsarbeit des Chlorophylls Nebenproduktstoffe in den Blättern angesammelt würden, die die Assimilation allmählich unmöglich machten und zum Abfallen der Blätter führten. Daß Blätter, die ihrer Funktion nicht mehr genügen können, abgeworfen werden, ist eine im Pflanzenreich verbreitete Erscheinung. Die Periodizität des Blühens, der Umlagerung der Stoffe, wie sie z. B. in den Stämmen und Wurzeln der Bäume auch im Winter vor sich geht, wäre dann nur die notwendige Folge des Laubwechsels.

Abb. 31.
Ölpalmenhain in Togo.
Zur Verfügung gestellt vom Kolonial-wirtschaftl. Komitee, Berlin.
(Aufnahme von Geh.-Rat Dr. W. Busse.)

Daß der letzte Grund der Periodizität der Vegetation tatsächlich in inneren Zuständen und Vorgängen liegt, kann man schon aus der Rolle erkennen, die das Alter der Blätter beim Laubfall spielt. So fallen bei zahlreichen sommergrünen Holzgewächsen Mitteleuropas die Blätter von Johannistrieben oder von späten, nach Ver-

stümmlung entstandnen Ausschlägen nicht gleichzeitig mit den übrigen ab, sondern trotz der Ungunst der Wittrung viel später, ja sie vermögen bei manchen Arten tief in den Winter hinein dessen Unbilden zu trotzen. Besonders auffällig zeigte sich dieses Verhalten bei Bäumen, die Dingler „geschneidelt", d. h. im Frühjahr der austreibenden Knospen beraubt hatte. Die an den darauf entstehenden späteren Trieben erschienenen Blätter blieben im Herbst viel länger an den Bäumen sitzen als die normalen Frühjahrsblätter. Ähnliche Resultate erzielte derselbe Forscher in den Tropen. Klebs erscheint der daraus gezogne Schluß ungerechtfertigt; der Versuch beweise nur, daß jüngere Blätter mehr Trockenheit ertragen könnten als die alten. Hiergegen hat schon Volkens eingewendet, daß das mit ganz allgemeinen Erfahrungen nicht übereinstimme. Auch letzter Forscher hat noch neuerdings gegen Klebs nachdrücklich die Anschauung vertreten, daß die Periodizitätserscheinungen auf „inneren Ursachen" beruhen.

Nachträglich, durch Anpassung, ist dann allerdings eine Harmonie zwischen den Lebensperioden der Pflanzen und den Klimaperioden herausgebildet worden. Dennoch sind die fest eingegrabnen, sich hebenden und senkenden Bahnen des pflanzlichen Lebensablaufs durch äußere Verhältnisse nur schwer und in verschiednem Grade ablenkbar. So behalten nach Dingler viele aus gemäßigtem Klima stammenden sommergrünen Bäume im tropischen Gebirgsklima Ceylons eine deutliche Periodizität bei. Der in Europa einmalige Kreis ihrer Lebensfunktionen wird in Ceylon allerdings zweimal im Jahr durchlaufen; die Bäume werden aus einfach sommergrünen zu zweifach sommergrünen. Cattlaya gigas kommt nach Blossfeld in unsern Gewächshäusern nur zur Blüte, wenn sie nach Beendigung des Triebes eine Hungerkur bis zum Frühjahr durchmacht, die der Trockenzeit ihrer Heimat (im tropischen Amerika) entspricht. Wie lange es manchmal dauert, bis durch klimatische Beeinflussung die Periodizität einer Baumart geändert wird, dafür gibt Wright einen Fall an, den ich nach Dingler wiedergebe: In den Nilgiris angepflanzte Bäume von Acacia dealbata, die in Neu-Südwales, Victoria und Tasmanien zu Hause ist, haben zwar vollständig gewechselt, doch brauchte die Pflanze nahezu 40 Jahre, um ihre alte Gewohnheit, im Frühling zu blühen, zurückzugewinnen. Die Bäume blühten 1845 und bis etwa 1850 im Oktober, was mit ihrer Blütezeit in Australien übereinstimmt. Um 1860 wurde bemerkt, daß sie im September blühten; 1870 blühten sie im August, 1878 im Juli, und 1880 begannen sie im Juni zu blühen, der in den Nilgiris der Frühlingsmonat ist und dem Oktober in Australien entspricht. Eine vollkommene Anpassung der Periodizität an Klimaverhältnisse hat nach Volkens die am Kilimandscharo gebaute Kartoffel erlitten; während bei uns die Knolle sofort nach der Ernte nicht zum Auskeimen zu bringen ist, sondern erst eine Ruhepause durchmachen muß, ist dieses Bedürfnis in jener Gegend geschwunden.

In den Tropengebieten mit ausgesprochner Scheidung von Regen- und Trockenperioden fällt die Erscheinung des Laubfalls mit derselben Deutlichkeit auf als bei uns im Herbst. Ja, diese Beobachtung hat erst den Schlüssel zur richtigen Erklärung des herbstlichen Laubfalls gegeben: er ist nicht eine Wirkung der Kälte, sondern, wie in den Tropen, der Trockenheit. Nicht weil die niedrige Temperatur des Winters das Fortbestehen des Laubes nicht gestattete, fällt es ab, sondern um die Transpiration des Baumes möglichst einzuschränken. Denn wegen der Kälte des Erdbodens vermögen

die Pflanzenwurzeln im Winter kein Wasser aufzunehmen, obwohl es reichlich im Boden vorhanden ist; die Vegetation leidet im Winter unter „physiologischer Trockenheit".

Hinsichtlich des regnerischen Tropenklimas begegnet man häufig der Ansicht, daß die Natur dort nie zur Ruhe komme. Wir haben aber gesehen, daß das Abwechseln von Ruhe- und Wachstumsperioden im innern Wesen der Pflanze begründet liegt und der Anschluß an Klimaperioden erst nachträglich stattgefunden hat. So können wir denn mit Recht erwarten, Periodizitätserscheinungen auch bei den Pflanzen immerfeuchter Tropengebiete zu finden, ja hier erst in ihrer ursprünglichen, rein physiologisch, nicht ökologisch bedingten Ausprägung. Denn einen Anschluß an Jahreszeiten gibt es hier nicht. Deshalb sind aber in solchen Gebieten die Periodizitätserscheinungen auch von so mannigfaltiger und verwickelter Art, daß bei den bisher angestellten wenigen Beobachtungen die Erklärung der meisten Fälle noch fehlt. Den Blick auf diese Verhältnisse haben wohl zuerst Fritz Müller in Brasilien und dann der Pflanzengeograph Schimper gelenkt.

Abb. 32.
Aristolochia gigas (Brasilien). Eine der größten Blüten.
(Aufnahme von Dr. Reimann.)

Die ersten Beobachtungen Schimpers beziehen sich auf die hinsichtlich des Blattfalls sehr auffälligen Cäsalpinioideen. Bei drei neben einander stehenden Bäumen von Poinciana regia, einem unter dem Namen Flamboyant in den Tropen häufig kultivierten Zierbaum, kann man finden, daß der eine bei mangelnder Belaubung in seinem purpurnen Blütenkleide prangt, der zweite ein schlichtes grünes Laubgewand trägt und der dritte mit langen braunen Hülsen bedeckt ist. Ja noch mehr: an ein und demselben Baume blüht zuweilen die eine Seite, während die andre reife Früchte trägt.

Das ist überhaupt ein hervorstechender Zug in der Vegetation des tropischen Regenwaldes, daß die Periodizitätsvorgänge an den Bäumen nicht von einer Zentrale aus gleichmäßig regiert zu werden scheinen, sondern daß die einzelnen Zweige oder Zweigsysteme unabhängig von einander werden. Das kann man öfter an dem in den Tropen der Alten und Neuen Welt weit verbreiteten Wollbaum (Ceiba pentandra) beobachten. Er blüht in Westafrika im laublosen Zustande während der Trockenzeit,

Dezember und Januar. Nach dem Verblühen treiben die Blätter aus. Nicht selten kann man nun sehen, daß ein Astsystem schon völlig grün ist, während der ganze übrige Baum noch von den gelbweißen Blüten über und über bedeckt wird. An der in Kamerun als Obstbaum eingeführten Garcinia xanthochymos beobachtete ich Ende September, daß zwei Exemplare nur je einen einzigen Trieb an der Ostseite gemacht hatten, während ein benachbarter auf allen Seiten spannenlange Jungtriebe trug. Ähnliche Fälle berichtet Volkens aus Java. Es gibt dort Arten, bei denen zu jeder Zeit, wann wir auch den Baum betrachten mögen, einige wenige oder auch eine größere Zahl von Zweigspitzen mit eben sich entfaltendem Laube bedeckt sind, während alle übrigen in Ruhe erscheinen. Dieser Fall ist an der schönen, runden, außerordentlich dichten Krone des seiner Früchte wegen häufig kultivierten Mangobaumes, Mangifera indica, zu beobachten. Dieses Verhalten setzt voraus, daß die Wasserbahnen der stärkeren Äste im Stamme des Baumes unabhängig von einander sind. Über seinen Grund ist damit freilich nichts gesagt. Holtermann, der der Ansicht ist, daß der Laubfall durch Wassermangel hervorgerufen wird, findet es deshalb ganz natürlich, daß es Bäume gibt, die nur einen Teil ihrer Blätter abwerfen, da für die übrigen genug Wasser vorhanden ist. Dies könnte allenfalls zutreffen, wenn sich der Baum über die ganze Krone hin gleichmäßig eines Teiles seiner Blätter entledigt, nicht aber im vorliegenden Falle, in dem nach dem Ausdruck von Treub jeder Ast gewissermaßen seiner eignen Eingebung folgt.

Selten spielen sich Laubfall und Laubentwicklung so ab, daß sie bei demselben Individuum neben einander hergehen. Volkens stellte bei Albizzia moluccana und Filicium decipiens (Sapindazee) fest, daß die Bäume fortwährend treiben: unaufhörlich lassen sie an der Spitze aller Zweige neue Blätter hervorsprießen, während die alten in der Reihenfolge ihrer Entstehung abfallen. Ich kann zu diesen noch Cedrela odorata (Meliazee) hinzufügen. Und es ist merkwürdig, daß sowohl Albizzia moluccana wie Cedrela odorata Bäume sind, die mit unglaublicher Schnelligkeit emporschießen. Die Blätter müssen jedenfalls ein hohes Maß von Assimilationsarbeit leisten, und sie werden abgeworfen, sobald sie wegen der Beschattung durch die am Gipfel neu entstandnen Blätter ihre volle Tätigkeit nicht mehr ausüben können. Bei Cedrela ist das angegebne Verhalten jedenfalls vorhanden, solange sie mit palmenartigem Habitus ohne Verzweigung bis zu 10 m Höhe und mehr aufschießt. Daß bei dem schnellen Wachstum und den ziemlich dicht stehenden, mehr als ½ m langen Fiederblättern die unteren immer bald von den neu hervorsprossenden beschattet werden, kann man leicht beobachten. Wiesner hat festgestellt, daß solche Blätter, deren normale Tätigkeit — z. B. durch Lichtentziehung — unterdrückt wird, tatsächlich abfallen.

Auf das stetige Sinken des Lichtgenusses, das mit dem Überschreiten der höchsten Mittagssonnenhöhe sich einstellt, führt Wiesner den „Sommerlaubfall" bei unsern heimischen Holzgewächsen zurück, d. h. die Tatsache, daß den ganzen Sommer hindurch einzelne Blätter abgeworfen werden, ein Fall, dem der eben besprochne nicht unähnlich ist. Holtermann bringt mit dieser Wiesnerschen Auffassung eine auffallende Erscheinung, die er auf Ceylon beobachtete, in Zusammenhang. Verschiedne Bäume, die während der Trockenzeit belaubt geblieben waren, ließen zu Anfang der Regenperiode, als der Lichtgenuß durch die Bewölkung herabgedrückt wurde, Laub fallen.

Sollte sich diese Verknüpfung bestätigen, so werden es jedenfalls besonders lichtbedürftige Bäume sein, die sich so verhalten.

Gar nicht selten ist auch im tropischen Regenwalde der Fall ausgesprochner Periodizität. Es gibt eine ganze Anzahl von Bäumen, die längere Zeit, oft mehrere Monate, völlig kahl dastehen. Meist blühen sie während dieser ganzen Zeit oder gegen ihr Ende zu. Die Periodizität steht in Übereinstimmung mit dem wohl in keiner Gegend des tropischen Regenwaldes gänzlich fehlenden Unterschied zwischen einer Regen- und einer Trockenperiode. Die letzte ist dann die Zeit der Laublosigkeit. Wie die Veränderung der Jahreszeit wirkt, ist noch unklar; jedenfalls nicht direkt durch Erschwerung des Wasserersatzes. Denn der Boden des tropischen Regenwaldes ist auch in der Trockenzeit sehr reich an Wasser. Der Trennung von Laub und Blütenperiode, wie sie in diesem Falle stattfindet, könnte man eine biologische Bedeutung für die Pflanze wohl zuschreiben. In dem dichten Blätterdach des tropischen Waldes müssen die Blüten laubloser Bäume natürlich auf fälliger erscheinen. Merkwürdig ist, daß die von mir am Kamerungebirge beobachteten Arten mit diesem Verhalten vogelblütig waren, nämlich Ceiba pentandra, Bombax buonopozense und eine Erythrina; eine Combretum-Art könnte es ebenfalls sein.

Abb. 33.
Sterculia spec. (Westafrika) mit Pfeilerwurzeln.
(Zur Verfügung gestellt vom Kolonialkriegerdank, Berlin.)

Die Entlaubungsperiode kann ein- oder mehrmal im Jahre eintreten; eine Tatsache, die sicher auch mehr mit innrer Veranlagung als mit der Jahreszeit zusammenhängt. Denn auch in Kamerun gibt es — allerdings nicht sehr ausgeprägt — eine große und eine kleine Regenzeit und dementsprechend eine große und kleine Trockenperiode. Die letztgenannten Bäume zeigen aber nur einmaligen Laubwechsel. Andre dagegen wechseln öfter als zweimal im Jahre ihr Laub. Am auffälligsten zeigt dieses Verhalten eine Anzahl von Ficus-Arten, wie schon Fritz Müller in Brasilien beobachtete und später Volkens aus Java, Herbert Wright aus Ceylon, ich selbst aus Kamerun bestätigen konnte. Schimper gibt z. B. aus Buitenzorg an, daß Ficus glabella etwa alle zwei Monate ihr Laub wirft und neue Blätter erzeugt. Unter denselben äußren Bedingungen treten also einerseits bei diesen Arten eine, bei jenen mehrere Entlaubungsperioden auf, und das Verhalten ist andrerseits bei verwandten Pflanzen in verschiednen Gegenden gleich. Schon hieraus ergibt sich, daß die Ansicht

Holtermanns, der auch diese Fälle durch Wassermangel erklären will, nicht zutreffend sein kann. Der Laubwechsel steht hier, wie ich in Übereinstimmung mit Fritz Müller beobachtet habe, bei manchen Arten im Zusammenhang mit dem Fruchten. Übrigens spricht gegen die Holtermannsche Ansicht auch die schon früher erwähnte Tatsache, daß manche bei Beginn der Trockenzeit laubwerfende Bäume nicht mit dem Einsetzen der Regenzeit, sondern mitten in der Trockenperiode das Junglaub bilden.

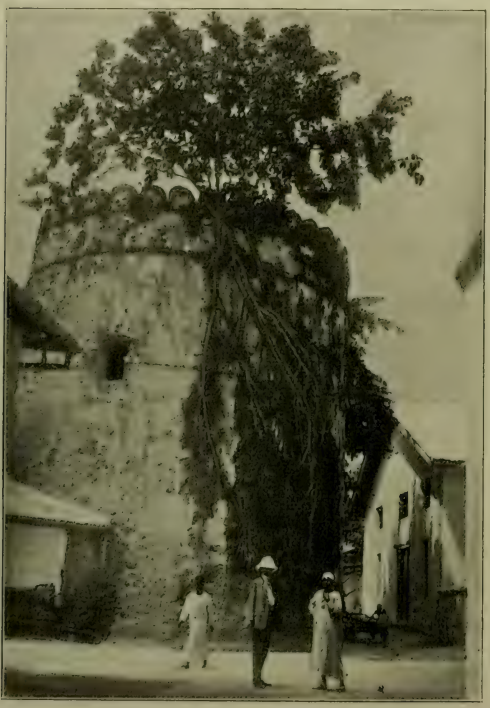


Abb. 34.
Ficus spec. (Zanzibar), ganz oberflächlich an einem Turm wachsend.
(Aufnahme von Dr. Malguth.)

Der Vorgang der Entlaubung kann sich sehr verschieden abspielen. Entweder werfen alle Äste gleichzeitig die Blätter, oder aber ganz unregelmäßig, heute dieser, morgen jener Ast. Die Dauer des Laubfalls kann zwischen Tagen und Monaten schwanken. Hiermit hängt vielleicht eine Tatsache zusammen, auf die in den Tropen wohl noch kaum geachtet worden ist: das Vergilben der Blätter vor dem Fall, wie wir es in unsern Breiten im Herbst allgemein beobachten können. Das Gelbwerden des Herbstlaubes bei uns kommt folgendermaßen zustande. Die grüne Farbe der Chlorophyllkörner ist nicht auf einen einheitlichen Farbstoff zurückzuführen, sondern auf das Gemisch zweier, des eigentlichen Chlorophyllgrüns von blaugrünem Aussehen und des Chlorophyllgelbs, das mit dem Möhrenfarbstoff (Karotin) verwandt ist. Bei der herbstlichen Vergilbung des Laubes nun wird, wie heute wohl als feststehend angesehen werden kann, das Chlorophyllgrün in bestimmte Abbaustoffe zerlegt, die durch die Leitungsbahnen der Blattnerven und des Stiels in die Pflanze zurückfließen. Der übrigbleibende gelbe Anteil wird in den Blättern zurückgehalten und tritt im Zellsaft in der Form gelber Kügelchen auf, die mit dem Laub verloren gehen. Der Zweck dieser verschiednen Verwertung des Chlorophyllgrüns und Chlorophyllgelbs seitens der Pflanze liegt in Ersparnisrücksichten. Letztes ist ein Kohlenwasserstoff, besteht also nur aus Elementen, die im Boden und in der Luft reichlich zur Verfügung stehen. Dagegen ist in dem Chlorophyllgrün Stickstoff, Phosphor und Mag-

nesium enthalten, Elemente mit denen die Pflanze bedeutend sparsamer umgehen muß und die sie deshalb, nachdem sie einmal aufgenommen sind, nicht wieder preisgibt. Die Pflanzen der Tropen scheinen sich nicht anders zu verhalten. Bei den plötzlich und schnell sich entlaubenden Bäumen tritt jedenfalls in den meisten Fällen eine Verfärbung wohl kaum ein. So berichtet Schimper von Ficus glabella, daß das ganze Laub in vollkommen grünem Zustand im Laufe eines Tages abfiel, so daß der am Morgen noch ganz lebensfrisch aussehende Baum am Abend winterkahl dastand. Da sich solche Bäume auch sehr schnell wieder zu belauben pflegen, so sind die Blätter in den Knospen schon so weit herangebildet, daß sie sofort nach dem Hervortreten assimilieren können, gespeicherte Reservestoffe für die Pflanze also mehr oder minder überflüssig machen. Es wäre von Interesse, solche Bäume mit andern, die längere Zeit oder die ganze Trockenperiode hindurch kahl stehen, hinsichtlich der Reservestoffspeicherung zu vergleichen. Wie weit ein Vergilben des Laubes vor dem Fall in den Tropen eintritt, bleibt ebenfalls noch festzustellen. Mit der Reservestoffspeicherung dürfte es ferner in Zusammenhang stehen, ob das junge Laub sofort grün, also assimilationskräftig ist, oder anfangs längere oder kürzere Zeit etioliert, das heißt mit grünem Farbstoff noch nicht ausgestattet ist. Ficus glabella und Terminalia catappa stehen in dieser Beziehung z. B. den gleich zu erwähnenden drei Arten (Ficus lucida, Mangifera indica und Garcinia xanthochymos) gegenüber.

Nach Niederschrift dieses Abschnitts erschien Volkens' „Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen". Der Verfasser macht darin einige Angaben über Laubverfärbung vor dem Werfen und über Stärkespeicherung. Die Schimpersche Angabe, daß Ficus glabella das Laub in vollkommen grünem Zustande fallen lasse, kann Volkens nicht bestätigen. Er fand überhaupt gelbe bis rote Verfärbung vor dem Abfallen sehr häufig. Die Frage der Reservestoffspeicherung könnte auf die ganze Laubfallfrage der Tropen ein Licht werfen. Es wäre sehr wünschenswert, bei tropischen Bäumen die ganzen inneren Lebensvorgänge, vor allem die Speicherung und Umsetzung der Stärke mit derselben Gründlichkeit zu studieren, mit der sie uns Fischer bei den Holzgewächsen der gemäßigten Zone gezeigt hat.

Auch die Bildung der sogenannten „Trennungsschicht" wird in den verschiednen Fällen verschieden vor sich gehen. Bekanntlich geschieht die Ablösung der Blätter nicht durch äußere mechanische Ursachen, sondern durch einen organischen Prozeß, indem in einer Querzone am Grunde des Blattstiels Veränderungen der Zellwände auftreten, die ein glattes Loslösen der Wände von einander ohne Rißbildung gestatten. Für den Pflanzensammler ist es auffällig, wie leicht sich im Herbar von manchen immergrünen tropischen Pflanzen — im Gegensatz zu mitteleuropäischen Bäumen und Sträuchern — die Blätter glatt ablösen. Die Bildung der Trennungsschicht muß hier in außerordentlich kurzer Zeit erfolgen, während des Trocknens für das Herbar. Andre tropische Holzgewächse halten im Herbar ihre Blätter. Vielleicht unterscheiden sich die beiden Gruppen in der Natur dadurch, daß erste plötzlich und schnell, letzte allmählich das Laub wirft.

Wie die Dauer des Laubfalls, so ist auch die Zeit des Kahlstehens außerordentlich verschieden, und sie hängt, wie schon eben angedeutet, mit jener jedenfalls zusammen. Albizzia Lebbek soll nach Volkens ein halbes Jahr in laubloſem Zustand verharren. Ceiba pentandra steht in Kamerun etwa zwei Monate lang kahl. Wird

diese Zeit so abgekürzt, daß heute die alten Blätter fallen und morgen die frischen schon hervorgesproßt sind, so nähert sich dieses Verhalten dem „Treiblaubfall" Wiesners und ist möglicherweise auch so zu erklären. Die Blätter werden dabei von den treibenden, schwellenden Achselknospen an der Trennungsschicht des Stiels von den Zweigen losgedrängt. Solches Verhalten zeigt Terminalia catappa, und manche Ficus-Arten. Sicher ist diese Gruppe von tropischen Holzgewächsen sehr groß. Aber Treiben kann auch stattfinden, ohne daß das alte Laub geworfen wird. Ein als Ficus lucida im botanischen Garten in Viktoria (Kamerun) bezeichneter Strauch hatte am 8. September an vielen Zweigspitzen, besonders den oberen, gelblichgrünes Junglaub und war dabei von alten Blättern dicht bedeckt. Dieses Verhalten hatte er auch am 14. und 29. September noch nicht geändert. Auch der Mangobaum und die schon genannte Garcinia xanthochymos gehören zu diesen Pflanzen.

Wie schon oben bei den Cäsalpinioideen erwähnt, gibt es Pflanzenarten, deren einzelne Vertreter sich, selbst auf engem Raum und unter gleichen klimatischen Bedingungen, nicht gleich verhalten. „Man kann", wie sich Holtermann ausdrückt, „oft alle vier Jahreszeiten auf einmal übersehen". In manchen Fällen mag hier die physikalische Beschaffenheit des Bodens, vor allem die Verschiedenheit an Feuchtigkeitsgehalt mitspielen, wie der eben genannte Forscher meint. Daß das stets der Grund ist, glaube ich nach meinen Erfahrungen leugnen zu müssen. Bei weiteren Untersuchungen über den tropischen Laubfall wird auf diesen Punkt noch eingehender zu achten sein. Nicht selten sind solche Fälle auch auf das verschiedne Alter der Bäume zurückzuführen; es gibt in den Tropen eine ganze Anzahl, die in der Jugend immergrün sind, von einem gewissen Alter ab aber periodisch belaubt. Und zwar sind es nach Lewis und Holtermann die langsam wachsenden Arten, die sich so verhalten, wie Ficus religiosa und Poinciana regia, die vom fünften Jahre ab periodisch sind, Cassia nodosa vom vierten. Auch in diesem Falle ist Holtermann mit seiner Universalerklärung bei der Hand: „Die Wasserzufuhr ist bei den kleinen Pflanzen leicht, die Schwierigkeit tritt erst beim Größerwerden ein". Da sich aber auch der umgekehrte Fall findet, nach Dingler z. B. bei Spathodea campanulata, die nur in der Jugend während der Trockenzeit laublos ist, im Alter aber immergrün wird, so scheint Holtermanns Deutung nicht allgemein anwendbar zu sein, wenn sie überhaupt begründet ist. Man könnte hier die Sache ja so wenden, daß in der Jugend die Wurzeln sich nur in der oberflächlicheren Bodenschicht ausbreiten, die in regenarmer Zeit rasch austrocknet, so daß Wassermangel den Baum zur Entblätterung zwingt. Doch würde dann die Erscheinung, wie sie Spathodea zeigt, wohl viel häufiger auftreten. Daß in solchen Fällen noch ganz andre, innere Verhältnisse, etwa Wechselbeziehungen, mitsprechen können, zeigt das von Schimper berichtete Verhalten von Schizolobium excelsum, das in der Jugend immergrün ist, später aber, sobald es blühreif wird, vor der Blüteperiode jedesmal das Laub wirft.

Über das Alter, das die Blätter in den Tropen erreichen können, ist noch wenig bekannt. An allen Pflanzen mit vollständigem periodischem Laubfall muß es geringer als ein Jahr sein. Bei andern aber werden die Blätter sicher viel älter, wie schon Fritz Müller aus der üppigen Vegetation von Moosen, ja zuweilen selbst Orchideen in voller Blüte, schließt, die sich auf ihnen ansiedeln.

Mit dem Gesagten ist die Mannigfaltigkeit der vegetativen Periodizitätserscheinungen in den Tropen noch längst nicht erschöpft. Es zeigt aber, daß die Anschauung von dem Immergrünen tropischer Urwaldbäume unrichtig ist, ja daß gerade im tropischen Regenwald der Laubfall sich viel mannigfaltiger und verwickelter erweist als in den gemäßigten Breiten, und daß zu seinem völligen Verständnis noch viele Beobachtungen und Versuche nötig sind.

Eine Erscheinung, die mit dem Laubwechsel der Holzpflanzen in innigem Zusammenhang steht, die Ausbildung von Zuwachszonen oder Jahresringen, wird sich demgemäß in den Tropen ebenfalls anders gestalten als bei uns. Die Jahresringbildung in den Klimaten mit Winterruhe kommt dadurch zustande, daß im Frühjahr Zellen mit verhältnismäßig dünner Wand und weitem Innenraum, im Herbst Zellen mit dicker Wand und engem Innenraum auftreten. Während über Sommer das Frühholz in das Spätholz allmählich übergeht, grenzen Spät- und Frühholz der verschiednen Jahre scharf aneinander; so treten Ringe in die Erscheinung. Wenn die Jahresringbildung auch sicher dem Zusammenwirken verschiedner Faktoren zuzuschreiben ist, stets ist ein Zusammenhang der Bildung der Zuwachszonen mit der Aufgabe der Leitungsbahnen und der Transpiration des Laubes zu erkennen. Aus diesem Grunde sind scharf ausgeprägte Holzringe in den Tropen durchaus nicht so selten, wie öfter angegeben wird. Sie werden bei allen den Bäumen auftreten, denen eine längere Entlaubungsperiode eigen ist, und Holtermann hat sie in schöner Ausbildung bei Melia dubia, Tectona grandis, Lagerstroemia flos reginae, Bombax malabaricum und andern auch gefunden. In diesem Falle handelt es sich, da die Laublosigkeit einmal im Jahre auftritt, wirklich um Jahresringe. Bei andern Bäumen, die mehrmaligen Laubwechsel im Jahre zeigen, trifft das nicht mehr zu. Von dieser Beschaffenheit der Stämme finden sich alle Übergänge bis zu völlig zonenlosem Gewebe, das bei den meisten Holzpflanzen auftritt, die keinen ausgesprochnen Laubwechsel zeigen. Stets ohne Zuwachszonen fand Holtermann auf Ceylon die Lianen, von denen nach seiner Angabe keine einzige Laubfall aufweist.

Wenn wir nun zur Periodizität im Blühen und Fruchten übergehen, so ist allgemein zu bemerken, daß bei vielen Pflanzen Laub und Blüten eine gewisse Gegensätzlichkeit aufweisen, indem sie sich zeitlich oder räumlich getrennt entwickeln. Die zeitliche Trennung des blühenden und des rein vegetativen Zustands wird dadurch erreicht, daß beide an verschiedne Jahreszeiten gebunden sind. In Gegenden mit ausgeprägtem Klimawechsel ist dies nicht auffallend. Doch auch in immerfeuchten Gebieten kommt es nicht selten zu zeitlicher Trennung der beiden Funktionen. Hier herrscht bei den Holzpflanzen während des größten Teils der Fortpflanzungsperiode eine Verlangsamung oder sogar Stockung des vegetativen Wachstums. In manchen Fällen unterbleibt während der Blütezeit die Ausbildung neuer Laubtriebe, die schon entwickelten bleiben aber bestehen. Häufig jedoch geht der Widerstreit zwischen vegetativen und reproduktiven Lebensäußerungen so weit, daß der zum Blühen sich anschickende Baum oder Strauch sein Laub wirft, entweder vollständig oder nur an den blühenden Ästen, während die rein vegetativ bleibenden ihr Laub ganz oder zum größten Teil behalten. Auch hier zeigt sich Freiwerden der einzelnen Äste von einer gleichmäßigen einheitlichen Beeinflussung. Musterbeispiele für dieses Verhalten sind

der Wollbaum (Ceiba pentandra) und viele leuchtend rot blühende Arten der Leguminosen-Gattung Erythrina. Von Schizolobium giganteum (Leguminose) berichtet Schimper, daß es in der Jugend, solange es noch keine Blüten erzeugt, immergrün sei, später aber vor der jemaligen Blütezeit das Laub werfe.

Schon in den höheren Breiten mit ihren starken Temperaturunterschieden fehlen nicht völlig solche Pflanzen, die das ganze Jahr über blühen, wie das Tausendschönchen. Viel häufiger finden sie sich natürlich in den Tropen. In den meisten Fällen stellt sich das Verhältnis so, daß man von den einzelnen Arten das ganze Jahr über blühende Exemplare trifft. Doch gibt es auch Holzpflanzen, bei denen ein und derselbe Stock fortwährend Blüten trägt, z. B. der Kakaobaum (Theobroma cacao). Schimper gibt an, und man kann es bei der Häufigkeit der genannten Pflanzen leicht selbst beobachten, daß auch die Mangrovebäume Rhizophora und Avicennia, auch Hibiscus tiliaceus, wie jene ein Gewächs offener, sonniger Standorte, meistens blühend anzutreffen sind. Daß die Blütezeit der einzelnen Individuen sehr lang ist, kommt in den Tropen häufig vor. In Mombassa sah ich die Mangobäume im ersten Drittel des August in voller Blüte. Anfang Oktober hatten die meisten schon Früchte angesetzt, doch fanden sich immer noch reichlich Blüten. Von einer javanischen Orchideen-Gattung, Aerides, berichtet Raciborski, daß sich die Blüten sehr langsam entwickeln. An einer Inflorescenz kommen gewöhnlich zwei Blüten zu gleicher Zeit zur Reife, 4 bis 6 Wochen später zwei höher stehende, und so fort. Auf diese Weise dauert ein Blütenstand mehrere Monate hindurch aus. Schließlich findet sich die Erscheinung wiederholten Blühens in kurzen Zwischenräumen, die in höheren Breiten gelegentlich wohl auch auftritt, an vielen tropischen Gewächsen normal und regelmäßig, so, wie schon erwähnt, bei Ficus-Arten. Sehr bekannt ist sie vom Kaffeestrauch. Auch an dem amerikanischen „Wachskerzenbaum" (Parmentiera cerifera) habe ich sie beobachtet. Hier erfolgt die Hervorbringung der Blüten schubweise in etwa zweimonatlichen Abständen, doch sind vereinzelte Blüten auch in den Zwischenzeiten vertreten. Solche Verwischung der Zeitabstände bildet den Übergang zu den eben genannten Immerblühenden.

„Wie die Rhythmik der Laubbildung, so zeigt auch die der Blütenbildung einen Zusammenhang mit den Jahreszeiten, sobald letzte scharfe Unterschiede aufweisen. Und auch für die reproduktive Sphäre ist diese Abhängigkeit eine sekundäre Erscheinung, eine Anpassung physiologisch notwendiger Vorgänge an äußere Faktoren." In den Tropen ist natürlich der Unterschied von Regen- und Trockenzeit das Maßgebende. Es ist eine von vielen Tropenreisenden berichtete Tatsache, daß die meisten Bäume während der trocknen Zeit blühen, daß sich gleichzeitig eine Menge von Rhizom- und Knollenpflanzen mit Blüten bedecken, und daß die entlaubten Zweige der Bäume blühende Orchideen in Fülle tragen. Ich fand in Ostafrika während der Trockenzeit viele Mimosoideen, Kapparidazeen, Burserazeen, Anakardiazeen, Euphorbiazeen, Sterkulia-Arten und andre, auch die meisten Sukkulenten blühend. Diese Erscheinung entspricht der dem Physiologen geläufigen Erfahrung, daß Wasserarmut des Bodens und der Atmosphäre Anlage und Wachstum der Blüten begünstigen. Die Möglichkeit des Blühens ohne gleichzeitige Bereitung organischer Substanz — die meisten der blühenden Pflanzen stehen in der Trockenzeit ja kahl — ist dadurch gegeben, daß auf-

gespeicherte Reservestoffe herangezogen werden können. Die meisten Kräuter ohne ausdauernde Reservestoffbehälter bringen deshalb ihre vom Laub abhängigen Blüten in der Regenzeit hervor.

Abb. 35.
Stelechocarpus burahol mit stammbürtigen weiblichen Blüten; die männlichen entspringen aus Blattachseln. (Nach einer Aufnahme von Jensen.)

Aber auch viele Reservestoff speichernde Holzgewächse und besonders Stauden blühen erst zu Anfang der Regenzeit. Die ersten Regen werden oft von einem noch reicheren Blütenflor begleitet, als ihn selbst die Zeit der Dürre aufzuweisen hat. Man

könnte sich den Vorgang so erklären, daß die Trockenheit die Neigung zur Blütenbildung auslöst und die erste Anlage der Blüten herbeiführt, während zu ihrer Entfaltung die Feuchtigkeit notwendig wäre. Es läge dann hier vielleicht ein analoger Fall vor, wie bei vielen Gewächsen winterkalter Zonen, bei denen die Entwicklung der Blüte in zwei durch eine Ruhezeit getrennte Abschnitte zerfällt: einen der Anlage, im Herbst, und einen des Wachstums, im folgenden Frühjahr. Die Ruhezeit könnte bei den Tropenpflanzen sehr beschränkt sein. Unter diesem Gesichtspunkt angestellte Beobachtungen sind mir nicht bekannt.

An Holzpflanzen und selbstverständlich noch mehr an Kräutern, die während der Höhe oder gegen das Ende der Regenzeit blühen, fehlt es aber auch nicht. Die Gründe für dieses Abweichen von dem allgemeinen Verhalten kennen wir nicht. Schimper macht darauf aufmerksam, daß es sich vielleicht auf besondre Anpassungen, z. B. an bestimmte Bestäuber zurückführen lasse.

In die Regenzeit fällt gewöhnlich die Fruchtreife der Pflanzen, die in der vorausgehenden Trockenzeit geblüht haben; sie ist deshalb in den meisten Tropengegenden die Obstzeit. Doch gibt es auch Gewächse, die längerer Zeit zur Ausreifung ihrer Früchte bedürfen.

Es wurde der Fall angeführt, daß es im gleichmäßig feuchtwarmen Tropenklima Arten gibt, die das ganze Jahr über blühende Stöcke aufzuweisen haben. Einen gewissen Gegensatz dazu bildet die Tatsache, daß oft alle Arten einer Gattung oder Familie zur selben Zeit blühen. So gab es, wie Beccari aus Nordborneo anführt, dort eine Blühperiode für die Gattung Diospyros, dann kam die Reihe an die Sapotazeen, darauf an die Dipterokarpazeen u. s. f. Noch merkwürdiger ist die Erscheinung, daß innerhalb eines gewissen, oft viele Quadratkilometer umfassenden Gebietes sämtliche Stöcke einer Art am selben Tage aufblühen. Fritz Müller hatte dieses Verhalten zuerst bei mehreren Arten der brasilianischen Iridazeen-Gattung Marica gefunden. Mir selbst ist es — nach einem Hinweis von Busse — bei einer Holzpflanze aufgefallen, der in den Tropen nicht selten als Zierstrauch kultivierten Murraya exotica (Rutazee), der — wenn mich meine Erinnerung nicht sehr täuscht — zu jenen Pflanzen gehört, die öfter in Intervallen das ganze Jahr über blühen. Auch an der schon genannten Parmentiera cerifera fand ich beide Eigenschaften vereint; das Aufblühen zweier jungen Exemplare dieses Baumes im botanischen Garten in Viktoria fand zwar nicht gerade an demselben Tage, aber doch innerhalb eines nicht sehr langen Zeitraums statt.

Das bekannteste Beispiel für dieses Verhalten aber ist Dendrobium crumenatum, eine epiphytische Orchidee des malaiischen Archipels. Alle Stöcke dieser Art in einem bestimmten Umkreise öffnen ihre Blüten an ein und demselben Tage, und zwar an allen Trieben der Pflanze, obwohl diese ganz verschiednes Alter besitzen. Went beobachtete einen Unterschied von ein bis zwei Tagen zwischen der Blütezeit an zwei etwa 3 km von einander entfernt liegenden Orten. Pflanzen, die von fern her überführt werden, blühen gleichzeitig mit den in der Gegend heimischen, wohl ein Zeichen dafür, daß äußere Verhältnisse das Aufblühen beeinflussen. Dabei spielen Licht und Wärme jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle; denn man kann beobachten, daß Pflanzen schattiger und sonniger Standorte die gleiche Periode innehalten. Die Haupt-

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

sache scheint die Luftfeuchtigkeit zu sein. Went teilte in Utrecht einen Stock von Dendrobium crumenatum, den er aus Buitenzorg erhalten hatte, in zwei Teile, die natürlich dieselbe Blühperiode hatten. Der eine Teil wurde in einem Gewächshaus mit 17° C. Mitteltemperatur und nicht sehr hoher Feuchtigkeit, der andre in einem sehr feuchten Hause bei 22° C. kultiviert. In derselben Zeit, in der erster einmal zur Blüte kam, hat letzter dreimal geblüht. Und die Blühperioden beider Pflanzen fielen nicht zusammen. Auch in der Natur treten diese Perioden nicht in gleichen Zeitabständen auf, besonders in solchen Gegenden nicht, die stärkere Klimaschwankungen im Laufe des Jahres aufweisen. Doch muß für das eigenartige Verhalten dieser Pflanzen ein innerer Grund vorhanden sein, den wir bisher nicht zu erfassen vermocht haben.

In dem eben besprochnen Falle beträgt die zwischen zwei Blühperioden liegende Zeit nur den Bruchteil eines Jahres. Es gibt aber auch solche Arten, bei denen die zwischen den einzelnen Blütezeiten desselben Individuums liegenden Zeitabschnitte länger als ein Jahr sind. Tropische Bäume und Sträucher, bei denen es Regel ist, nicht jedes Jahr zu blühen, gibt es sicherlich in größrer Zahl. Nach Ridley tritt die Blüteperiode bei zwei Hopea- und vier Shorea-Arten in Singapore mit großer Regelmäßigkeit jedes sechste Jahr ein und soll mit sehr trocknen Jahren zusammenfallen(?). Bei einer scharf umschriebnen Gruppe von Gewächsen, den baumartigen Gräsern, Bambusen, ist dieses Verhalten außerordentlich auffällig. Der erste, der darauf achtete, war wohl Fritz Müller in Amerika. Verbunden mit der mehrjährigen Blühperiode zeigt sich hier noch die eben erwähnte Erscheinung, daß alle Stöcke einer Art innerhalb eines großen Bezirkes gleichzeitig blühen. Nach Brandis hat Bambusa arundinacea an der Westküste Vorderindiens im Jahre 1804, 1836 und 1868 Blüteperioden gehabt, also bei einem Zeitunterschied von 32 Jahren. In andern Gegenden und an andern Arten sind andre Zwischenzeiten beobachtet worden. Bevor sich die Pflanzen zum Blühen anschicken, pflegt ein allgemeines Laubwerfen einzutreten, und nach der Fruchtreife sind sie so erschöpft, daß sie absterben. Bei solchen Bambusarten vergeht dann eine Reihe von Jahren, bis aus den Samen wieder stattliche Be-

Abb. 36.
Stelechocarpus burahol mit stammbürtigen Früchten.
(Aufnahme von Prof. Ernst.)

JAN 30 1913

stände herangewachsen sind. Für die Annahme solcher Blühweise seitens der Pflanze sind ursprünglich vielleicht klimatische Verhältnisse maßgebend gewesen. — Es gibt aber auch Bambusen, bei denen die Blüten alljährlich erscheinen. Noch andre zeigen ein mittleres Verhalten, das sich darin äußert, daß in jedem Jahr einzelne Halme des Stockes ihr Laub abwerfen, zur Blüte gelangen und dann absterben.

Dieses Absterben war eben mit „Erschöpfung" erklärt worden, ein Begriff, der sicher eine Reihe verschiedner Umstände in sich schließt. Bei andern Pflanzen, die ebenfalls nur einmal im Laufe ihres Lebens blühen und nach der Fruchtbildung absterben, können wir den Grund des Eingehens genau angeben: Die Pflanze, die normalerweise keine Achselknospen erzeugt, läßt aus der Endknospe Blüte und Frucht hervorgehen und setzt so ihrem Leben ein Ziel. Zu den bekanntesten Gewächsen dieser Art gehört die sogenannte „hundertjährige Aloe", Agave americana, die auch bei uns kultiviert wird. Wie der Volksglaube meint, soll sie erst zur Blüte kommen, wenn sie hundert Jahre alt geworden ist. Darin liegt eine Übertreibung. Doch tritt bei der genannten wie bei andern Arten das blühbare Alter immerhin erst nach Jahren ein, deren Zahl je nach der Art verschieden ist, aber sicher auch von Wachstumsbedingungen mitbestimmt wird. Auch manche, aber nicht alle Aloe-Arten verhalten sich so, ferner die Bananen (Musa) und eine Anzahl von Palmen; hauptsächlich also monokotyle Gewächse. Auch hier kann man von einer zeitlichen Trennung der vegetativen und reproduktiven Tätigkeit der Pflanze sprechen; den ersten, längsten Hauptabschnitt ihres Lebens sind die eben genannten rein vegetativ, erst zum Schluß gehen sie zur Blüten- und Fruchtbildung über. Bei manchen, wie den Bananen, setzt sich auch dann die Blattätigkeit noch fast ungehindert fort, bei den meisten aber wird das in den Blättern enthaltne Wasser samt der organischen Substanz zum Aufbau der Blüten und Früchte verwendet, so daß der vegetative Teil der Pflanze mit dem Fortschreiten der Fruchtreife allmählich von unten her zugrunde geht. Die in Betracht kommenden Palmen speichern während der ersten vegetativen Lebensperiode in den Stämmen eine Menge Reservestoffe, weil bei den riesigen Fruchtständen mit Tausenden von Früchten, die sie zum Schluß entwickeln, die Blätter, selbst wenn ihre Wirkkraft nicht schon geschwächt wäre, die zum Aufbau nötige Substanz nicht zu schaffen vermöchten. Der Mensch macht sich diese Reservestoffe ja zunutze, indem er aus Palmenstämmen z. B. die als Sago bezeichnete Stärke gewinnt.

Solche Pflanzen, die nur einmal in ihrem Leben blühen und dann eingehen, nennt man „hapaxanthisch". Die einjährigen Gewächse (Annuellen) und die zweijährigen (Biennen) gehören ebenfalls dazu. Bei ersten ist dieses Verhalten selbstverständlich, bei den Zweijährigen, wenn man ihre Vegetationsbedingungen in Erwägung zieht, verständlich. Für tropische vieljährige Stauden und Bäume bedeutet es aber entschieden einen Nachteil der Fortpflanzungsmöglichkeit. Fast alle Pflanzen dieser Gruppe haben deshalb die Eigenschaft erworben, sich auf rein vegetative Weise durch Schößlinge fortzupflanzen. In der Kultur z. B. der Bananen und der Agaven wird fast ausschließlich diese Vermehrungsart angewendet.

Räumliche Trennung der vegetativen und reproduktiven Sphäre ist in den Tropen ebenfalls eine sehr häufige Erscheinung. Bei Rhizompflanzen, ganz besonders oft in der Familie der Zingiberazeen, findet sich der Fall, daß die Blüten nicht an den

beblätterten Stengeln stehen, sondern an eignen Sprossen, die gewöhnlich kürzer und nur mit Blattschuppen besetzt sind, so z. B. bei der Ingwerstaude (Zingiber). Auf Borneo sah ich eine Phaeomeria-Art, deren Blattstengel 3—4 m hoch wurden, während die unbeblätterten Blütenschäfte nur $^1/_2$—1 m Länge erreichten. Bei vielen Arten der Gattung Amomum und ihrer Verwandten sind die generativen Stengel so kurz, daß die Blüten dicht über den Erdboden zu stehen kommen; ja es gibt Fälle, in denen die blattlosen Fruchtstiele ganz unterirdisch bleiben. Unmittelbar hieran schließen sich einige Aracеen, wie Amorphophallus, Dracontium u. a., die aus ihrer Knolle abwechselnd ein großes Blatt und einen Blütenschaft entspringen lassen, zu der räumlichen also noch eine zeitliche Trennung der vegetativen und reproduktiven Lebensäußerungen hinzufügen. Auch Kommelinazeen und einige Gräser wie Olyra und Pariana könnten hierher gerechnet werden.

Abb. 37.
Baccaurea spec. mit stammbürtigen Früchten.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Bei den Holzpflanzen ist die räumliche Trennung häufig in der Weise durchgeführt, daß die Blüten — und demgemäß später die Früchte — nicht an den jedesmaligen jungen Jahrestrieben erscheinen, sondern am alten Holz. Die Erscheinung wird als Kauliflorie, Stammblütigkeit oder Stammbürtigkeit der Blüten bezeichnet (Abb. 35—40). Der am extremsten ausgebildete Fall von Kauliflorie tritt bei einem Typus von Bäumen auf, der in den verschiedensten systematischen Verwandtschaftskreisen wiederkehren kann. Der Stamm, dem die Blüten entspringen, ist gänzlich unverzweigt und trägt nur an seinem Ende zusammengedrängt einen Schopf von öfter mehr als meterlangen, gefiederten Blättern (Trichoscypha, Glossolepis [Anakardiazeen]). Oder an der Spitze findet eine spärliche Verzweigung statt, und die einzelnen Zweige tragen dann die Blätter schopfartig an ihrem Ende (Cola pachycarpa [Sterkuliazee]).

Recht häufig ist ein andrer, ebenfalls extremer Fall, in dem der Baum zwar

normal verzweigt ist, die Blüten aber nur am untersten Teil des Stammes bis etwa in Brusthöhe trägt, wo sie nach der Basis zu am dichtesten stehen. Die in Kamerun von mir entdeckte Anonazee Tetrastemma zeigt dieses Verhalten, auch andre Gattungen der Familie. Im malaiischen Archipel fand ich es bei Baccaurea-Arten (Euphorbiazeen, Abb. 37), und aus demselben Gebiet beschreibt es Beccari als besonders auffällig bei Durio testudinarum. Bei Unona flagellaris, einer Anonazee auf Borneo, und einigen malaiischen Ficus-Arten wie Ficus geocarpa, F. hypogaea, F. Beccarii treten Früchte lediglich an gänzlich oder fast ganz in der Erde steckenden Ausläufern auf. Lianen tragen sehr häufig die Blüten und Früchte nur an den langen tauartigen Stämmen, nicht aber in der hoch oben sich ausbreitenden Krone.

Eine andre Gruppe kauliflorer Bäume entwickelt sie außer am Stamm auch an den ältesten und älteren Ästen. Zu ihr gehört der Kakaobaum (Abb. 39) und der schon genannte amerikanische Wachskerzenbaum (Parmentiera cerifera), von dem Schimper fälschlich angibt, daß die Blüten nur am Stamm erscheinen. Eine Stufe, die sich äußerlich schon sehr dem normalen Verhalten nähert, bilden jene Arten, deren Blüten und Früchte zwar aus dem alten Holz, aber nur im Bereich der Krone, niemals am Stamm entstehen, wie z. B. der Stinkfruchtbaum (Durio zibethinus), auch manche Feigen (Abb. 38). Halleria lucida endlich, ein im östlichen Afrika nicht seltner Bignoniazeen-Baum, entwickelt Blüten in den Blattachseln und nach Trinchieri zugleich aus dem alten Holz.

Was die Verbreitung der Stammblütigkeit betrifft, so ist sie bisher bei etwa 150 Pflanzenarten der verschiedensten Familien bekannt geworden; hauptsächlich sind es Aristolochiazeen, Morazeen, Myristikazeen, Anonazeen, Magnoliazeen, Leguminosen, Sapindazeen, Anakardiazeen, Euphorbiazeen, Bombakazeen, Sterkuliazeen, Violazeen, Melastomatazeen, Lecythidazeen, Passiflorazeen, Myrsinazeen, Sapotazeen, Gesnerazeen, Kukurbitazeen. Bemerkenswert ist, daß alle Familien, in denen sie häufig auftritt, ein geologisch hohes Alter besitzen. Mit Ausnahme der Leguminosen-Gattung Cercis findet sich die Erscheinung nur bei tropischen Gewächsen.

An den höheren Pflanzen entstehen Seitenknospen regulär nur in der Achsel eines Laubblattes. Daneben gibt es die Adventivknospenbildung, die so vor sich geht, daß älteres, schon in Dauerzustand getretnes Gewebe des Pflanzenkörpers sich noch einmal in teilungsfähiges Bildungsgewebe umwandelt. Man sollte nun meinen, daß die Entstehung stammbürtiger Blüten auf letzte Art erfolgt, da Blattachseln am alten Holze ja meist nicht mehr vorhanden sind. Das ist jedoch nicht der Fall; die am alten Holz hervorbrechenden Blüten gehen vielmehr, wie schon Johow vermutet und Esser bei einer Anzahl kauliflorer Pflanzen nachgewiesen hat, aus sogenannten „ruhenden“ oder „schlafenden“ Knospen hervor, die ursprünglich stets in den Achseln von Blättern angelegt wurden, aber oft erst nach vielen Jahren sich weiter entwickeln. Bei einer von Esser untersuchten Theophrasta hatten austreibende Knospen nach annähernder Schätzung mindestens 60 Jahre geruht. Die Bildung geht meist so vor sich, daß an dem Stamm oder Ast in seiner Jugend in den Blattachseln zuerst eine Knospe angelegt wird, der sich nach und nach eine größere Anzahl andrer in lateraler oder serialer Anordnung hinzugesellen, deren ursprüngliche Stellung aber durch nachträgliche

Wachstumsvorgänge unregelmäßig verschoben wird. Wir haben hier den Fall, daß Pflanzen schon im jugendlichen Zustande sozusagen in potentia, der Möglichkeit nach, geschlechtsreif werden, in der Tat aber erst viel später Blüten und Früchte entwickeln. Intressant wäre es, festzustellen, ob die ruhenden Knospen in ihrer Weiterentwicklung schon fest bestimmt sind. Es scheint nicht so, da Esser in einzelnen Fällen Laubsprosse aus ihnen hervorgehen sah. Vielleicht ist die Sache aber so zu erklären, daß die unter der Rinde schlafenden Knospen an sich überhaupt vegetativer Natur sind und sich daher nicht direkt zu einzelnen Blüten entwickeln, sondern zu oft allerdings stark gestauchten Sprossen, an denen dann erst die Blüten entstehen. Es gibt in der Tat nicht viele Fälle, in denen einzelne Blüten am alten Holze gefunden werden. Meist treten sie jahrelang hintereinander auf mehr oder weniger ausgedehnten polsterförmigen Stellen auf, und zwar an längeren oder kürzeren, oft recht stark verzweigten Sprossen. Außerordentlich kurz sind diese beim Kakaobaum, länger bei manchen Anonazeen, oft recht stark verlängert bei vielen Ficus-Arten (Abb. 40) und Baccaurea. Ob bei Anona muricata und andern Anonazeen, wo Einzelblüten am Stamm auftreten, diese unmittelbar aus der primären Knospe hervorgehen oder einem wenn auch weiter nicht gegliederten Blütenstand angehören, wäre noch zu untersuchen. So läßt es sich auch erklären, daß die ruhenden Knospen unter Umständen zu Laubsprossen werden und die Blütenbildung ganz unterlassen. Die Blütenknospen würden dann auch erst kurz vor ihrem Erscheinen angelegt zu werden

Abb. 38.
Ficus Schimperi (♀). Die Früchte stehen an den alten Zweigen.
(Aufnahme von Dr. Kochan.)

brauchen und als solche nicht lange ruhend verharren, und die Pflanze würde in Wirklichkeit erst kurz vor dem Blühen geschlechtsreif.

Abb. 39.
Kakaobaum (Theobroma cacao). Die Blüten erscheinen am Stamm und an den älteren Zweigen. (Zur Verfügung gestellt vom Kolonial-wirtschaftlichen Komitee, Berlin.)

Um den Knospen nach so langer Zeit der Ruhe den Durchbruch noch zu gestatten, darf die Rinde des Stammes nicht zu dick und borkig werden. Ich zweifle deshalb auch, ob Halleria lucida, die eine stark korkige Rinde entwickelt, zu den typisch Kauliflоren zu rechnen sei. Ein Exemplar, das ich in den Ulugurubergen in Ostafrika fand, hatte nur achselständige Blüten an den letzten Trieben, und der von Trinchieri beobachtete Fall an einem kultivierten Exemplar dürfte nur eine Ausnahme oder doch ein seltenes Vorkommen sein. Zarte Rinde findet sich bei den meisten Bäumen des tropischen Urwalds, und deshalb bildet auch diese Formation die eigentliche Heimat der Stammblütigkeit, die in Steppengebieten allerdings nicht gänzlich fehlt. Daneben bietet der Regenwald noch eine andre Vorbedingung, die nach Trinchieris Beobachtungen die Kauliflorie zu fördern scheint, nämlich hohe Luft- und Bodenfeuchtigkeit.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß die räumliche Trennung der vegetativen und reproduktiven Lebenstätigkeit in Form der Kauliflorie von klimatischen Verhältnissen nicht unabhängig ist, in ihnen ihre notwendigen Vorbedingungen findet. Welchem biologischen Zweck sie dient, dafür gibt es noch keine einwandfreie Deutung. Eine der älteren Erklärungen, die auch in neurer Zeit noch wiederholt worden ist — sie stammt von Johow — nimmt an, daß die Stamm- und Astbürtigkeit der Blüten hauptsächlich großer und schwerer Früchte wegen ausgebildet sei, die an jungen, dünnen Zweigen nicht genügend Halt fänden. Daß diese Erklärung nicht richtig ist, zeigt klar die Gattung Theobroma. Der echte Kakaobaum, Th. cacao, bringt seine Früchte am Stamm und an den älteren Ästen hervor, eine wilde, zuweilen auch kultivierte Art, Th. bicolor, an den Jahrestrieben; an Größe geben sich die Früchte beider Arten nichts nach. Auch die apfelgroßen Früchte, die den schlanken Stamm des afrikanischen Omphalocarpum Radlkoferi oft dicht bedecken, sind kaum größer und schwerer als die Früchte mancher Arten der nahe verwandten nicht kaulifloren Gattung Chrysophyllum. Das beste Beispiel gegen diese Deutung ist aber Boehmeria ramiflora, bei der die männlichen, nicht fruchtenden Blüten an den älteren blattlosen, die weiblichen an den jüngeren schwächeren Zweigen erscheinen. Schimper fand auch bei Taxotrophis javanica (Moracee) die männlichen Blüten entschieden kauliflor, die weiblichen dagegen an jungen Zweigen in Blattachseln.

Es gibt zwar besonders schwere Früchte, die stammbürtig sind, so die bis 60 cm langen und 30 cm im Durchmesser haltenden des Jackbaums (Artocarpus integrifolia), die von den Malaien gegessen und oft durch Brettchen am Baume unterstützt werden. Kugelrund und noch schwerer — bis zu ½ Zentner — sind die der verwandten Treculia africana. Aber ich möchte gerade behaupten, daß hier die Größen- und Schwerezunahme der Früchte eine Folge der Stammbürtigkeit ist und nicht umgekehrt. Diese ist als Bedingung jener aufzufassen. Es gibt verwandte Arten, die keine stammbürtigen, infolge dessen aber auch erheblich kleinere Früchte hervorbringen, wie der Brotfruchtbaum Artocarpus incisa und mehrere Treculia-Arten. Auch bei der Gattung Ficus ist dieses Verhältnis zu beobachten. Die an den Jahrestrieben hervorkommenden Früchte sind hier klein, oft nur erbsengroß oder noch winziger, selbst an riesenhaften Bäumen. Wo sie ast- oder stammbürtig werden, tritt sofort eine bedeutende Vergrößerung zutage, so bei Ficus Roxburghii; und faustgroße Früchte kommen nur bei den kaulifloren Lianen der kleinen Sektion Synoecia vor.

Es dürfte kein Zufall sein, daß alle diese Fälle Moracen mit Scheinfrüchten betreffen. Diese sind Achsengebilde, die die eigentlichen Früchte auf der Oberfläche tragen. Bei Achsen aber zeigt das Wachstum eine zentrifugale Richtung, drängt von innen nach außen heraus. Dagegen müssen echte Früchte in ihrem Wachstum mehr zentripetale, zusammenhaltende Tendenz äußern; denn die Fruchtwand hat die Aufgabe, die Samen bis zur Reife einzuschließen. Es braucht daher nicht in allen Fällen dem Auftreten der Kauliflorie auch Fruchtvergrößerung zu folgen, wie das Beispiel der beiden genannten Theobroma-Arten beweist. Wo es, wie bei Scheinfrüchten, die inneren Verhältnisse zulassen, kommt es in vielen Fällen so, mit Notwendigkeit in allen natürlich auch hier nicht. Die angezognen Beispiele mögen zeigen, wie, wenn

man schon Kauliflorie und Fruchtgröße in ursächliche Verbindung miteinander bringt, jene das Ursprüngliche, die Bedingung, diese die Folgeerscheinung ist.

Wallace, der bekannte Tropenbiolog, hat den Grund für die Kauliflorie darin zu sehen gemeint, daß sie die Bestäubung erleichtere: die stammbürtigen Blüten wären für Insekten, besonders Schmetterlinge besser sichtbar, als die im Laub der Krone verborgnen. H. Hallier schließt aus der nicht selten trüben Färbung kauliflorer Blüten und dem Fehlen des Duftes, der zuweilen durch widerliche Gerüche ersetzt ist, auf eine Anpassung an niedere Insekten, wie Dipteren und Hymenopteren. Gegen die auch von Johow geteilte Anschauung, daß Kauliflorie und Insektenbesuch in Zusammenhang stehen, spricht schon der Umstand, daß gerade in der durch Kauliflorie so ausgezeichneten Familie der Anonazeen Autogamie, Selbstbestäubung, sehr verbreitet ist. Buscalioni, der in neurer Zeit eine längere Abhandlung über die Frage geschrieben hat, hält die Kauliflorie hauptsächlich für eine Einrichtung, die Blüten und Früchte vor Schädigung durch Feuchtigkeit, in erster Linie durch Regen zu bewahren. Er geht von dem Gedanken aus, daß die Kauliflorie schon in älteren geologischen Zeiten, vor allem in der Karbonzeit mit ihren hohen und starken Niederschlägen, sehr verbreitet war, und daß sie heute fast nur noch unter Verhältnissen vorkommt, die jenen ähnlich sind, nämlich im tropischen Regenwald.

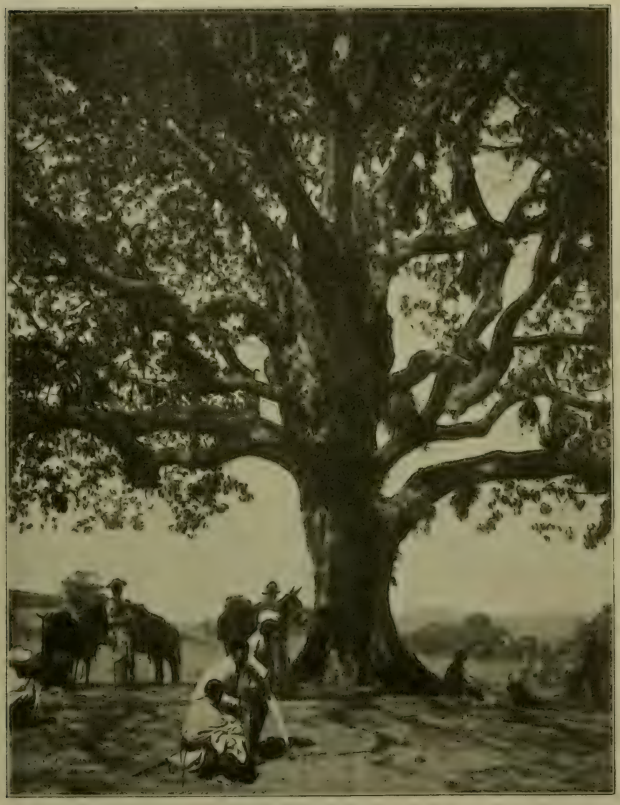


Abb. 40.
Ficus sykomorus. Die Früchte hängen in traubenartigen Büscheln von den Zweigen herab. (Aufnahme von Prof. Rosen.)

Sowohl bei den heutigen Bewohnern dieser Formation als bei den Pflanzen der Karbonzeit finden sich ausgesprochne Regenschutzeinrichtungen an den Blättern, weshalb — eine eigentümliche Logik! — die Kauliflorie nur ein Regenschutz der Blüten und Früchte sein kann. Dagegen ist einzuwenden, daß manche Erscheinungen, wie starke Blattzerschlitzung, das Auftreten der „Aphlebien" bei Karbonpflanzen, wohl sicher andre als die von Buscalioni ihnen beigelegte Bedeutung haben. Die Tatsache, daß die heutige Regenwaldvegetation mancherlei Schutzmittel des Laubes gegen Niederschläge besitzt, besteht allerdings, wie schon oben ausführlich dargetan. Ob aber auch die Früchte solchen Schutzes bedürfen, ist in demselben Abschnitt stark in Zweifel gezogen worden; Buscalioni setzt es einfach voraus. Aber selbst der allgemeine Nachweis, daß es tatsächlich so ist, hätte als Stütze seiner Deutung der Kauliflorie noch nicht ausgereicht; er hätte noch besonders erklären müssen, warum bei den verhältnismäßig so wenigen Arten mit Kauliflorie die Früchte noch empfindlicher sind als in tausenden von Fällen, in denen sie innerhalb der Krone sitzen. Denselben Nachweis hätte er für die Blüten führen müssen. Denn wenn man die Notwendigkeit eines Pollen- und Honigschutzes gegen Nässe auch zugibt, so ist nicht einzusehen, warum in der überwiegenden Mehrheit der Fälle die Blüten innerhalb der Krone genügend geschützt sind, in ganz wenigen aber eine Verlegung an den Stamm nötig war, zumal sich oft nahe verwandte Arten mit demselben Blüten- und Laubkronenbau verschieden verhalten. Schließlich scheint mir die Annahme, daß die aus dem alten Holz kommenden Blüten vor dem Eindringen von Wasser besser geschützt sind als die in den Kronen stehenden, noch gar nicht erwiesen. Häufig können letzte viel leichter eine nickende Stellung einnehmen als die stammbürtigen Blüten mit ihren oft derben Stielen. Auch das müßte noch geprüft werden, ob die Kronen aller kaulifloren Gewächse den auffallenden Regen nach außen leiten. Sollte das nicht der Fall sein, so bildet gerade der Stamm den Wasserweg zum Boden. Die Erklärung Buscalionis erscheint mir sehr unwahrscheinlich, ist aber mindestens noch nicht genügend bewiesen.

Ernst Ule gibt folgende mehr physiologische Deutung der Kauliflorie: „Bei der großen Kraftentwicklung, welche die Pflanzen nötig haben, um ihr Laubwerk in der Höhe und im Lichte zur Entfaltung zu bringen, bleibt oft für Blüten und Früchte kein Raum, und da ist es wohl natürlich, daß sie sich aus vorher schlafenden Knospen an den Ästen und Stämmen entwickeln. Für sie genügt auch ein mattes Licht und ist unterhalb der Laubkronen reichlich Raumentfaltung vorhanden." — Aber auch diese Erklärung wird nicht allen Tatsachen gerecht. Sie paßt vielleicht auf Lianen des Urwaldes, auf kleine Bäume des Unterholzes schon nicht mehr — und doch sind gerade nach Ules eigner Beobachtung außer Lianen hauptsächlich kleinere Bäume, Sträucher und Halbsträucher kauliflor —; vollends aber nicht, wenn wir stammblütige Gewächse — was allerdings selten ist — auch in offnen Formationen auftreten sehen. Ein dieser Erklärung gerade zu ins Gesicht schlagendes Beispiel bietet der Durian (Durio zibethinus). Bei ihm kommen, wie schon erwähnt, die Blüten und Früchte zwar aus dem alten Holz, aber nur im Bereich der Krone, niemals am Stamm. Schimper zählt noch eine Reihe andrer Pflanzen desselben Verhaltens auf.

Daß es nicht der Zweck sein kann, durch die Kauliflorie die Krone zu entlasten, um sie lediglich für die Assimilation zu reservieren, zeigt auch Tetrastemma. Bei

diesem diözischen Baum erscheinen auch die männlichen Blüten lediglich am untern Stammteil, bis kaum in Brusthöhe. Sie könnten doch die ursprüngliche Stellung in der Krone beibehalten, da aus ihnen keine Fruchtbildung und daher keine starke Inanspruchnahme von Nährstoffen erfolgt. Man könnte freilich einwenden, die männlichen Blüten seien zur leichteren Auffindbarkeit für die bestäubenden Insekten an dieselbe Stelle gerückt, an der auch an den weiblichen Bäumen die Blüten stehen. Schimper führt aber ein andres Anonazeen-Bäumchen an, bei dem auf diese Erleichterung und Sicherung der Bestäubung gar keine Rücksicht genommen worden ist, Stelechocarpus burahol; bei ihm entspringen die weiblichen Blüten aus dem Stamm (Abb. 35 und 36), die männlichen an den Zweigen, aus den Achseln kürzlich abgeworfner Blätter.

Einen ganz ähnlichen physiologischen Standpunkt vertritt Haberlandt, wenn er schreibt: „Die tropischen Gewächse mit ihrer vielfach weitergehenden Differenzierung sämtlicher Organe und Organsysteme zeigen viel häufiger als unsere Pflanzen die Ausbildung eigener Assimilationssprosse, denen ausschließlich die Funktion der Ernährung zukommt. Bei den Bäumen mit stammbürtigen Blüten nimmt gewissermaßen die ganze Laubkrone einen solchen spezifisch assimilatorischen Charakter an und bei der schärferen Differenzierung der ernährungsphysiologischen Hauptfunktion wird die Nebenfunktion des Blühens und Früchtetragens den älteren Ästen und dem Hauptstamme übertragen. Ein räumliches Auseinanderhalten verschiedener Funktionen mag sonach hier im Spiele sein". Hiergegen ist dasselbe einzuwenden, was eben gegen Ule geltend gemacht wurde.

Auch nach Beccari sind höchstwahrscheinlich bei der Ausbildung der Kauliflorie biologische Ursachen überhaupt nicht im Spiel gewesen, sondern lediglich rein physiologische. Er stellt sich die Verhältnisse folgendermaßen vor: „Von allen Geweben der höheren Pflanzen besitzt das Kambium die größte Reizbarkeit und die Fähigkeit, sich zu teilen und in die verschiednen sekundären Gewebe umzubilden. Es gibt eine Periode im Pflanzenleben, während der das Protoplasma des in allen lebenden Pflanzenteilen wohnenden Kambiums und speziell das in den durchbrochenen Gefäßen, die unter der kortikalen Schicht liegen, miteinander in Kommunikation zu treten scheinen. Und es kann als sicher gelten, daß während der Zeit der organischen Aktivität (die bei uns in den Frühling fällt) die Elemente zur Erzeugung reproduktiver Zellen, d. h. solcher Zellen, aus denen Blüten entstehen können, überall in jenen Geweben zu finden sind. Wenn nun zu der Zeit, wo in den Gefäßbündeln die zu den reproduktiven Organen umzuformenden Zellen spezialisiert werden sollen, ihre Bildung an den normalen Stellen verhindert wird, so kann es wohl geschehen, daß der Vorgang, der in dem einen Teile der Pflanze nicht stattfinden kann, in einem andern vor sich geht. Und aus diesem Grunde — wenn nämlich während der Epoche der Artbildung, die ich der Kürze halber „kreative" oder „plasmative" Epoche genannt habe, die normal verteilten Blüten einer Pflanze vernichtet werden, und sich infolge dessen keine Früchte und Samen entwickeln — kann diese Pflanze im Stande sein, irgend wo Blüten zu produzieren, und vor allem in jenen Teilen der Rinde, die den ursprünglichen vegetativen Zentren entsprechen, nämlich dort, wo Augen oder latente oder potentielle Knospen existieren, genau wie nach dem Kappen des Stammes oder dicker Äste an solchen Stellen Knospen oder Triebe erscheinen, wo vorher keine Spur zu sehen war.

Angestellte Versuche zeigen genau den Vorgang, den ich postuliert habe. Bei gepfropften, schon erwachsnen und fruchtenden Weinstöcken habe ich mehrere kleine Blütenbüschel erscheinen sehen, die aus dem nackten Stamm hervorkamen, zweifellos, weil die Pflanze oben abgeschnitten worden war. In der „Revue horticole“ für 1882 (p. 430 Abb. 93) ist ein Weinstock beschrieben und abgebildet, der mehrere Beeren an seinem nackten Teile trägt und so genau den Fall der stammbürtigen Früchte wiederholt. Meine Hypothese findet ferner Bestätigung in den Experimenten von Professor Mattirolo (in Malpighia XIII p. 20) an Vicia faba, bei der die fortgesetzte Entfernung der Blüten, die sich an ihrer normalen Stelle entwickelt hatten, die Bildung von andern Blüten an abnormen Stellen im untern Teil der Pflanze bewirkte.“ Auch Trinchieri hat beobachtet, daß nach kräftiger Beschneidung an zwei Citrus- und einer Ficus-Art, die nicht zu den Kaulifloren gehören, Blütenbildung am alten Holz auftrat.

Mit diesen Darlegungen ist doch aber nur eine Vorstellung von der physiologischen Möglichkeit der Entstehung der Kauliflorie gewonnen, wie wir sie natürlich auch beim selektiven Eingreifen irgend welcher ökologischer Verhältnisse voraussetzen müßten. Dasselbe gilt von Haberlandts Anschauung, die er neben der eben schon erwähnten noch vorbringt: „Bei immergrünen Bäumen mit allmählicher Laubentfaltung speichern die alten Stämme und Äste bloß insofern plastische Baustoffe auf, als diese das Material für die Bildung der Blüten und Früchte liefern. Denn das Baumaterial für die neuen Laubblätter kann ja immer direkt aus den ununterbrochen tätigen älteren Blättern bezogen werden. Wenn also die Blüten und Früchte in unmittelbarer Nähe der Speicherstätten gebildet werden, so entfällt die langwierige Rückwanderung der dazu Verwendung findenden Baustoffe in die jungen Zweige, es wird Zeit und Betriebskraft erspart, und die Entwicklung jener Organe kann bei vorhandener Periodizität auch prompter vor sich gehen.“ Im besonderen ist hier einzuwenden, daß gerade bei Gewächsen mit ausgesprochner vegetativer Periodizität, wie sie hauptsächlich in offenen Formationen vorkommen, Kauliflorie fast gar nicht auftritt. Gerade bei ihnen aber wäre der Grundsatz der Ökonomie, mit dessen Anwendung vielfach Mißbrauch getrieben wird, von Wichtigkeit. Von kauliflоren Pflanzen kenne ich außer wenigen Ficus-Arten keine mit solchem Verhalten. Dann ist aber auch hier zu sagen, daß Speicherung von Baustoffen in den Stämmen das Auftreten der Kauliflorie wohl ermöglicht oder erleichtert, aber nicht notwendig zur Folge haben muß. Auch Beccari und Haberlandt können auf selektiv wirkende ökologische Verhältnisse nicht verzichten. Denn es muß doch, um bei der Beccarischen Erklärung zu bleiben, eine beständig wirkende äußere Ursache vorhanden gewesen sein, die immer wieder zur Zerstörung der an den normalen Stellen gebildeten Blüten führte. Beccari scheint anzunehmen, daß es sich dabei um Tiere handelt. Wenn das zufällig geschah, konnte es keine züchtende Wirkung haben. Welche Notwendigkeit für die fortwährende Zerstörung von Blüten durch Tiere aber vorgelegen hätte, müßte erklärt werden.

Vielleicht ist die ganze Frage überhaupt anders zu stellen. Alle angeführten Erklärungen der Kauliflorie gehen davon aus, daß dieses Verhalten das sekundäre, abgeleitete sei. Es wäre aber auch denkbar, daß die Kauliflorie den ursprünglichen Zustand bedeutet; und dann wäre die Entstehung des Verhaltens, wie wir es heute

bei den meisten Holzgewächsen finden und deshalb als das primäre hinstellen, der Erklärung bedürftig. Dieser Gedanke findet eine Stütze in der schon erwähnten Tatsache, daß bei den Pflanzenresten aus dem Karbon stammbürtige Blüten häufig gefunden werden, so bei den Kalamariazeen, Sigillariazeen, Lepidophyten usf. Die Gattung Clodendron gründet sich ausschließlich auf jene großen Male an den Stämmen, die stammbürtigen Blüten entsprechen. Auch die Benettiazeen, eine ausgestorbne Familie, die manche Botaniker nicht ohne Grund als die Vorfahren des größten Teils der heute lebenden Blütenpflanzen ansehen, waren kauliflor. Daß sich die Erscheinung heute gerade in Familien findet, die weit in die Vorzeit zurückreichen, ist schon erwähnt worden. Welche Ursachen für das Aufgeben des alten und die Entstehung des heute als normal geltenden Zustands verantwortlich zu machen sind, wird sich nicht so einfach entscheiden lassen. Vielleicht sind es klimatische Verhältnisse gewesen, vielleicht Änderungen in der Bestäubungsart, vermutlich aber überhaupt nur eine innere Entwicklungstendenz, der wir weiter nicht beikommen können. Merkwürdig ist dabei noch der Umstand, daß die Gymnospermen mit der ganzen Masse der Nadelhölzer, die den alten Karbonpflanzen verwandschaftlich am nächsten stehen, keinen einzigen Fall von Kaulifloric (oder bei Gnetum?) aufzuweisen haben.

IV.

Der Einfluß der Bodenverhältnisse auf die Vegetation der Tropen.

Wie wir gesehen, werden durch die Temperatur die großen Vegetationszonen der Erde bestimmt. Von den atmosphärischen Niederschlägen hängen dann innerhalb dieser die Provinzen ab. Der Pflanzenwuchs der einzelnen Provinzen zeigt ebenfalls nicht durchweg dasselbe Aussehen, sondern erweist sich in Formationen gegliedert. Auch die Formationen (z. B. Wald, Steppe, Wüste) sind in hohem Maße von den Niederschlägen abhängig, doch beginnt bei ihnen auch die Wirkung der Bodenverhältnisse sich geltend zu machen. Schimper unterscheidet danach klimatische oder Gebietsformationen und edaphische (vom griechischen edaphos, Erdboden) oder Standortsformationen. Jene erstrecken sich meist über größere, von gleichen oder ähnlichen klimatischen Bedingungen beherrschte Gebiete. Dagegen sind die edaphischen Formationen auf enger umgrenzte Standorte mit besondrer Bodenbeschaffenheit beschränkt, gewöhnlich in die Gebietsformationen eingesprengt. Wo über größere Strecken hin die Bodenverhältnisse gleichartig sind, können aber auch die Standortsformationen erhebliche Ausdehnung erlangen.

Über den Einfluß der Bodenverhältnisse auf die Vegetation in den Tropen sind wir noch wenig unterrichtet. Soviel ist sicher, daß er sich in den periodisch trocknen Gebieten weit schärfer ausprägt als in immerfeuchten, wo sich der Regenwald, anscheinend ohne wesentliche Unterschiede, über mannigfaltige Bodenarten ausdehnt. So steht der Urwald des mittleren und südlichen Kameruns auf Laterit, am Kamerungebirge dagegen auf vulkanischem Boden. Ein Unterschied in der Physiognomie ist aber nicht zu finden, und die floristische Schattierung fällt kaum auf, hängt wohl auch

nicht mit den Bodenverhältnissen zusammen. Nur an sumpfigen und salzreichen Standorten und solchen mit besonders durchlässigem Untergrund ändert der Wald sein Aussehen. So fand ich in Borneo auf einem sehr durchlässigen Bergrücken, mitten im Urwald, aber ganz bestimmt abgegrenzt, einen ursprünglichen Bestand aus niedrigem Stangenholz, in dem die meisten Arten des umrahmenden Urwalds fehlten. — Das Auseinanderhalten physikalischer und chemischer Einflüsse des Bodens ist für die tropischen Gebiete, mangels hierauf bezüglicher Untersuchungen, noch unmöglich. Ich habe mich oft gewundert, in der ostafrikanischen Steppe die verschiedenste physiognomische Ausbildung, zuweilen unvermittelt, neben einander zu finden, obwohl die Bodenverhältnisse äußerlich gleichartig erschienen.

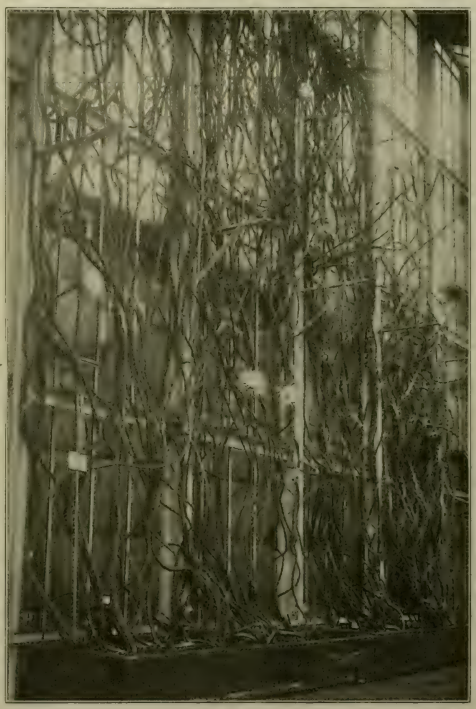


Abb. 41.
Cereus nycticalis, wurzelkletternde Kaktazee.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Was die Bodenarten anlangt, so sind in einzelnen Teilen der Tropen jungvulkanische Gesteine weit verbreitet. Es sei nur an die Eruptionslinie von Kamerun, Fernando Po, Principe, Saõ Thomé erinnert; ferner an die zahlreichen Vulkane, die die Ränder der großen ostafrikanischen Brüche begleiten; endlich an Sumatra und Java. Die Zersetzungsprodukte dieser Gesteine liefern einen dem Pflanzenwuchs außerordentlich zuträglichen Mutterboden, sowohl hinsichtlich der physikalischen Beschaffenheit als auch des Nährstoffgehaltes.

Eine für die tropische Zone geradezu charakteristische Bodenart ist der Laterit. Seine Entstehungsursache haben wir in dem hohen Salpetersäuregehalt der Niederschläge schon kennen gelernt, der eine Folge der Häufigkeit und Stärke der elektrischen Entladungen ist. Solche Niederschläge wirken lebhaft zersetzend auf alle Gesteine, die Tonerde und Eisen enthalten, und bringen als Verwittrungsprodukt einen Lehm hervor, der durch Beimengung von Eisenoxyd und Eisenoxydhydrat eine dunkelgelbe bis rote Farbe annimmt. Diese Bestandteile treten als glasige oder zellige Verhärtungen auf. Man findet gewöhnlich die Angabe, daß der Name der Bodenart (vom lateinischen later = Ziegelstein) auf die rote Ziegelfarbe hinweise. Laterit aber wurde

von Buchanan die rote Erde genannt, die in Südindien mit dem Spaten gestochen und zu Ziegeln geformt wird. Dieser Boden braucht nicht notwendig arm an Nährstoffen zu sein, ist es tatsächlich aber in vielen Fällen, besonders da, wo er aus Sandsteinverwittrung hervorgegangen ist, oder wo er ein nachträgliches Ablagerungserzeugnis fließenden Wassers darstellt. In letztem Falle sind alle für das Pflanzenleben wertvollen Bestandteile wie Kalk, Kali, Natron, Magnesia und Phosphorsäure in hohem Maße ausgelaugt. Physikalisch ist der Laterit durch sehr geringe wasserhaltende Kraft gekennzeichnet, neigt also zu schnellem Austrocknen. Aus diesen Gründen stellt er, zumal in regenarmem Klima, eine für den Pflanzenwuchs ungünstige Unterlage dar, deren Wirkung sich besonders auf den Baumwuchs geltend macht. Diesen kann der Laterit auch noch dadurch nachteilig beeinflussen, daß er das Eindringen von Pfahlwurzeln unmöglich macht, indem sich, wie ich es im südlichen Küstengebiet von Kamerun beobachtet habe, in wechselnder Tiefe aus den Eisenkonkretionen eine zusammenhängende, sandsteinartig verhärtete Schicht bildet, die wie der „Ortstein" in unsern heimatlichen Heiden wirkt; die Pfahlwurzel biegt sich an der undurchdringlichen Schicht um, und der Baum geht zugrunde.

Noch weniger günstige Vegetationsbedingungen geben Verwittrungsböden aus reinem Kalkgestein ab. Sie saugen das Wasser nur schwer auf und schädigen den Pflanzenwuchs durch ihre trockne Erhitzung. In niederschlagsarmem Klima bedingt Kalkboden deshalb das Auftreten des am äußersten xerophilen unter den tropischen Waldtypen, nämlich des Dornwaldes bzw. des Dornbusches. — Wie die chemischen Eigenschaften des Kalks die Gliederung der Pflanzendecke in den Tropen beeinflussen, wissen wir noch nicht sicher. Vielleicht gibt es auch da kalkholde Arten. Doch scheint der Kalk in den Tropen als Beförderer des Stoffumsatzes im Boden entbehrlicher zu sein als im gemäßigten Klima, wie Wohltmann und Fesca übereinstimmend angeben, da ihn hier die stärkere klimatische Aufschließung des Bodens in seinen Wirkungen ersetzen kann. Wohltmann findet denn auch, daß die Tropen in der Tat eine weit geringere Zahl von Kulturgewächsen beherbergen, denen man ein ausgesprochnes Bedürfnis nach Kalk nachsagen kann, als die gemäßigten Zonen.

Auch durchlässiger Kies- und Sandboden wirkt natürlich im trockenen Klima nicht förderlich auf den Holzwuchs.

Eine auffallende Tatsache ist der Humusmangel in tropischen Böden. Selbst die großen Massen organischer Substanz an Blättern, Früchten und ganzen gefallnen Stämmen, die den Urwaldboden bedecken, erleiden in der feuchtwarmen Atmosphäre eine so schnelle Zersetzung, daß es zur Bildung größerer Humusmassen nicht kommt. Hauptsächlich helfen die in den heißen Ländern so weit verbreiteten und massenhaft auftretenden Termiten bei der Zerstörung des Holzes, und auch die Zersetzung durch Pilze ist weit stärker als bei uns. An einem einzigen modernden Baumstamm kann man oft eine ganze Anzahl von Schleimpilzen und echten saprophytischen Pilzen sammeln. Nur Baumfarne, die ja aber nicht häufig in großen Massen auftreten, und einzelne Harthölzer zerfallen sehr langsam. So lag im Jahre 1904/05 in den Kakaobeständen des Botanischen Gartens in Viktoria (Kamerun) der etwa $1\frac{1}{2}$ m Durchmesser haltende Stamm eines Momangibaums (oder Mwule, wie er in Ostafrika heißt, Clorophora excelsa), der bei der Anlage der Pflanzung gefällt worden war. Die Rinde war

längst zerstört, das Holz aber stellenweise kaum 1 cm tief angegriffen, obwohl der tote Stamm seit etwa 12 Jahren dort lag. Pechuel-Lösche sagt mit Bezug auf die schnelle Zersetzung organischer Substanz: „Der kräftige Geruch frisch gebrochener Ackerkrume, der würzige Duft, welchen die von Regen erfrischten Fluren und Forsten in gemäßigten Breiten aushauchen — man möchte ihn recht eigentlich Kulturgeruch nennen — hat mich noch in keinem Tropengebiete wieder angemutet. Wo immer man diese betritt, da herrscht — mit Ausnahme der sehr trockenen Distrikte einiger Erdteile — ein mehr oder weniger hervortretender Hauch der Verwesung, der die schnelle Vergänglichkeit der Überfülle an Lebensformen verkündet".

Abb. 42.
Piper betle, klettert mit kurzen, an den Knoten entspringenden Haftwurzeln.

Unter gewissen Umständen scheinen aber doch mächtigere Humusablagerungen auftreten zu können, so überall da, wo eine flache horizontale Lage des Bodens die Abspülung durch Regen, zumal wenn noch der Schutz des Urwaldlaubdachs hinzukommt, verhindert. Beccari gibt z. B. aus Borneo an, daß im Urwald eine Menge Humus aufgehäuft sei, und führt sogar das oberflächliche Wurzelwachstum der Urwaldbäume darauf zurück. Wie ich selbst in Borneo und Kamerun beobachtete und die meisten Reisenden bestätigen, handelt es sich dabei doch meist um Zusammenschwemmungen oder — wie gesagt — um günstige horizontale Bodenlagen. In Sümpfen kommt es nach Passarge infolge Luftabschlusses unter Wasser sogar zu Moorbildungen, so z. B. in den Morichalen der Llanos. Auch die Schwarzerde Indiens — Regur — ist, wie Walther im Gegensatz zu v. Richthofen behauptet, nicht äolischen Ursprungs, sondern alter Sumpfboden. Ich selbst fand in Südost-Borneo in einer heideartigen Formation trocknen Torfboden, dessen Ausdehnung und Mächtigkeit festzustellen ich leider unterließ. Daß er für den Pflanzenwuchs nicht ohne Bedeutung war, erkennt man daraus, daß dikotyle Bäume auf ihm wuchsen, die spargelförmige Pneumatophoren besaßen, wie sie bei Bewohnern moorartigen Bodens öfter vorkommen und uns später noch beschäftigen werden. Bemerkt sei hier, daß sich an das Vorkommen von Humusböden in den Tropen eine äußerst wichtige geologische Frage knüpft, nämlich die nach der Entstehung der Braunkohle und Steinkohle. Da man solche in der heutigen Tropenzone findet, muß man entweder die Möglichkeit mächtiger Humusablagerungen in den Tropen zugeben oder annehmen, daß zur Karbonzeit dort ein kühles, gemäßigtes Klima geherrscht habe. Nun ist es den Anregungen Potoniés gelungen, die Aufmerksamkeit der Tropenreisenden auf diese Frage zu lenken. Und Koorders hat denn auch im Jahre 1891 in Mittel-Sumatra ein ausgedehntes Flachmoor von mehr als 80000 Hektar entdeckt, dessen Torfschicht nach den späteren Untersuchungen von Larive eine Mächtigkeit bis zu 9 m erreicht. Dadurch hat die von Potonié stets vertretne Ansicht eine kräftige

Stütze erhalten, daß die Karbonmoore, die die Steinkohle geliefert haben, als fossile Tropenmoore oder mindestens als Moore angesehen werden müssen, die unter frostfreiem Klima entstanden sind.

Übrigens ist der Humusmangel in den Tropen für den Pflanzenwuchs von geringerer Bedeutung als im gemäßigten Klima. Wohltmann gibt folgende Darlegung: „Der Humus fördert bei uns vornehmlich die Erwärmung des Bodens und Erhaltung der Wärme. Diese ergibt sich in den Tropen bereits zur Genüge aus der intensiveren Bestrahlung durch die Sonne. Der Humus erhält ferner die Feuchtigkeit, ein Umstand, welcher seine Anwesenheit zwar in regenarmen Tropengegenden recht wertvoll, in regenreichen jedoch mehr schädlich als nützlich macht. Er befördert schließlich die Absorptionsfähigkeit des Bodens in hohem Grade. Das ist zwar für die Tropen gleichfalls von hoher Bedeutung, wenn nicht gerade Tonerde und Eisenoxydhydrat ergänzend eintreten. Diese besitzen aber gerade in den Tropenländern ein weit verbreitetes Vorkommen."

Von pflanzengeographischem Interesse wäre eine Kenntnis des Nährstoffgehaltes der Urwaldböden. Nach Passarge, der auf diese Frage aufmerksam macht, scheinen sie ganz außerordentlich ausgelaugt zu sein, namentlich an Kali, Phosphor und Kalk, während Stickstoff verhältnismäßig reichlich auftritt.

Edaphische Formationen von größerer Ausdehnung sind folgende:

1. Die Mangrove an den tropischen Küsten, im Bereich der Meeresflut. Ihre Organisationseigentümlichkeiten verdankt sie zum großen Teil dem Salzgehalt und der Konsistenz ihres Substrats.
2. Die Strandgehölze oberhalb der Flutlinie, die ebenfalls noch auf Salzboden stehen.
3. Die Sumpfwälder des Festlandes.
4. Die offnen Sümpfe.
5. Die Galeriewälder, die mitten im Steppengebiet als schmale Streifen Wasserläufe begleiten und lediglich von dem Wasserreichtum des Bodens abhängen.
6. Salzsteppen und Salzwüsten.
7. Der Sandstrand.

V.

Die biotischen Faktoren.

Von „biotischen" Faktoren sprechen wir, wenn es sich um gegenseitige Einwirkung von Organismen handelt. Sie kommen im Gegensatz zu den klimatischen und edaphischen Faktoren nirgends selbständig für die Ausgestaltung von Formationen in Betracht, können aber doch der Lebensweise — und damit auch der Wuchsform — einzelner Pflanzen so eigenartige Züge aufprägen, daß dadurch die Physiognomie einer Formation mehr oder minder mitbestimmt wird: so den Dorngewächsen in Steppe und Wüste, den Lianen und Epiphyten im Urwald.

a) Phytobiotische Faktoren.

1. Stützhilfe unter den Pflanzen. (Die Lianen).

Unter Lianen verstehen wir mit Schenck alle Gewächse, die ihre langgliedrigen, biegsamen Stämme nicht aus eigner Kraft aufrecht halten können, sondern an Stützen in die Höhe führen. Zweifellos sind für die Ausbildung dieser Wuchsform biotische Faktoren in Anspruch zu nehmen. Noch ungelöst scheint mir die Frage zu sein, welchen Vorteil das Klettern den Pflanzen im Daseinskampfe bot. Bedürfnis nach Licht wird gewöhnlich als Auslesungs- und Züchtungsfaktor angesehen. Nun gehören allerdings die meisten Lianen dem dämmrigen tropischen Urwald an; aber auch in genügend durchleuchteten, offnen Formationen treten sie häufig genug auf. So pflegen sie in unsern Breiten den lichtren Waldrand vor dem Waldesdunkel entschieden zu bevorzugen. (Brombeeren, Geißblatt, Hopfen). Und im tropischen Urwald gibt es zahlreiche Lianen, die nicht so hoch klettern, daß sie wesentlich größeren Lichtgenuß erzielten.

Abb. 43.
Kletterorgane („Geißeln") von Rotangpalmen.
A. Aneistrophyllum secundiflorum. B. Calamus Zollingeri.
(Nach einer Zeichnung von Frau M. Biedermann.)

Der Wuchsform der Lianen ist Häufung der Stützpunkte im feuchten tropischen Walde Bedingung gewesen; fast neun Zehntel aller Lianen beschränken sich auf ihn. Sogar auf die Weise des Kletterns haben die verschiednen Stützpflanzen gestaltend eingewirkt. Um dickere Stämme konnten sich kräftige Gewächse winden, oder sie vermochten sich mit Haftwurzeln festzuklammern; das dünne Gezweig des Unterholzes bot Gelegenheit, Kletterhaken und Ranken zu verwenden; dichtes Gebüsch gewährte ein Widerlager für das Ausspreizen der Zweige des schlaffen Vegetationskörpers. Artabhängigkeit allerdings kann bei Lianen nicht erwartet werden; sind sie doch fähig sich nach

lebloser Stützen zu bedienen. Nach dem Gesagten lassen sich folgende 4 Lianengruppen unterscheiden: Spreizklimmer, Wurzelkletterer, Windepflanzen, Rankenpflanzen.

Abb. 44.
Calamus heteroideus. An den rohrartigen Stämmen ist die Bestachlung der Blattscheiden deutlich zu erkennen. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Die Spreizklimmer stehen auf der untersten Stufe der Kletterpflanzen. Sie ruhen mit abgespreizten Seitenzweigen, ohne aktive Befestigung auf dem Geäst der Stützgewächse. Stacheln und Dornen, die häufig dabei Hilfe leisten, sind nicht als Anpassungen an kletternde Lebensweise zu deuten. Gewöhnlich sind die Spreizklimmer niedrige, schlaff strauchige Pflanzenformen. Den schlanken kletternden Bambusen und den Kletterpalmen aus der Gruppe der Kalameen (Rotang), auch manchen dikotylen Spreizklimmern sind aber die höchsten Baumkronen nicht zu hoch. Bei ihnen finden sich denn auch bereits vorzügliche Anpassungen an kletternde Lebensweise. An einem Combretum der ostafrikanischen Küstengegend stellte ich fest, daß die an den Knoten der langen Kletterstämme in dreigliedrigen Quirlen entspringenden Kurztriebe nicht schräg aufwärts, sondern in einem spitzen Winkel nach unten abgehen. Ebenso finden sich bei

Bambusen lange, sehr feste, spitze, nach unten gerichtete Seitenknospen. Beide wirken wie Haken, die in das Geäst der Stützvegetation eingreifen. In der Gruppe der Rotangpalmen stellt die sogenannte Geißel, die nichts weiter ist als die verlängerte Mittelrippe der Fiederblätter, das Kletterorgan dar (Abb. 43). An ihr sind die Blattfiedern zu kleineren oder größeren, rückwärts gekrümmten, scharfen Haken umgebildet, wie bei dem afrikanischen Ancistrophyllum, oder es treten widerhakig gekrümmte Stacheln auf. Die leicht bewegliche Geißel wird vom Winde hin und her geschaukelt, kommt mit den Zweigen der Sträucher und Bäume in Berührung und verankert sich an ihnen. Jedes höhere Blatt greift mit seiner Geißel an höhere Baumzweige, und so klettert der dünne Rotangstamm bis in die höchsten Wipfel. Er ruht dabei nicht so sehr auf den Stützgewächsen, als er an ihnen hängt. Die zuweilen recht lange Bestachlung der Blattscheiden (Abb. 44) und Rippen kann eine wirksame Unterstützung beim Klettern bieten, ohne daß sie als Anpassung aufgefaßt zu werden brauchte. — Die Spreizklimmer können wohl zum Teil als stammesgeschichtliche Vorstufe für Winder und Ranker angesehen werden.

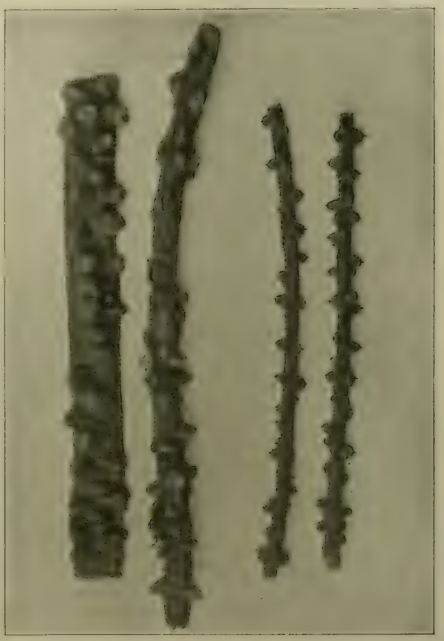


Abb. 45.
Lianen mit Korkstacheln.
Die stärkere: Xanthoxylum tetraspermum; die schwächere: X. oxyphyllum. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Dagegen hat die nicht sehr große Gruppe der Wurzelkletterer, die sich nach Art des Epheus befestigen, ihre Entwicklung wahrscheinlich aus kriechenden, an den Knoten Adventivwurzeln bildenden Bodenpflanzen genommen. Auch tropische Kletterer erzeugen, wie der Efeu, zuweilen kurze und dünne Haftwurzeln, so eine Reihe kletternder Ficus-Arten, von denen wir auch in Warmhäusern und im Zimmer einige ziehen. Ebenso verhalten sich eine Reihe von Piper-Arten (Abb. 42) und in Amerika die in ihrer Tracht den wurzelkletternden Feigen außerordentlich ähnlichen Marcgraviazeen. Auch die Kaktazeen haben solche Formen aufzuweisen, wie die bekannte „Königin der Nacht“ (Cereus nyeticalis, Abb. 41), ferner Melastomatazeen, Asklepiadazeen, Bignoniazeen, im Monsungebiet die zahlreichen Freycinetia. In andern Fällen erreichen die Haftwurzeln die Dicke eines starken Bindfadens bei 20 bis 30 cm Länge und umklammern reifenartig zylindrische Stützen, so besonders bei manchen Arazeen (Monstera, Philodendron u. a.), auch bei der Vanille. Diese längeren

Haftwurzeln entspringen meist nur an den Knoten des Stengels, stets unter einem rechten Winkel und wachsen horizontal um den Stützstamm herum. Daß sie sich immer der Stütze anschmiegen, beruht auf Empfindlichkeit für Berührungsreiz, die sie mit den gleich zu besprechenden Ranken gemeinsam haben, weshalb sie zuweilen auch als Wurzelranken bezeichnet werden. Unklarheit aber herrscht noch darüber, was sie veranlaßt, nicht nach allen Richtungen an der Stammoberfläche zu kriechen, sondern stets horizontal zu wachsen. Vielleicht sind sie transversalgeotropisch veranlagt, d. h. so, daß sie unter allen Umständen, wenn sie nicht äußerlich gehindert werden, senkrecht zur Richtung der Schwerkraft wachsen. Doch könnten sie auch eine Empfindlichkeit für die stärkste Krümmung der Haftfläche besitzen.

Die Haftwurzeln aller Wurzelkletterer befestigen sich an der Unterlage mit Wurzelharen, die an der Haftseite der Wurzeln oft dicht wie ein Pelz erzeugt werden und in die kleinsten Unebenheiten und Ritzen eindringen. An der Spitze sind sie nicht selten scheibenartig verbreitet. Früher schrieb man ihnen, hauptsächlich auf die Aussage Darwins gestützt, auch Ausscheidung klebriger Substanzen zu. Das ist in neuer Zeit bestritten worden, doch scheint mir noch keine endgültige Klarheit in diesem Punkt zu herrschen.

Das bezeichnende Merkmal der Windepflanzen ist eine einseitige Wachstumsförderung des Stengels, die auf der rechten oder linken Flanke liegen kann. Infolge ihrer beschreibt der geneigt oder horizontal abstehende Sproßgipfel bei seinem Fortwachsen eine kreisende Bahn, eine aufsteigende Spirale, die anfangs flach und locker ist, später steiler und enger wird. Dadurch schmiegt sich der Stengel der von ihm erfaßten Stütze fest an. Gute Winder haben im allgemeinen $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ Stunden für einen Umlauf der Sproßspitze nötig. Eine der schnellsten Bewegungen maß Darwin bei der Loasazee Scyphantus; sie vollendete einen Umlauf in 1 Stunde 17 Minuten. Andre brauchen bedeutend längere Zeit, bis zu 48 Stunden. Die Kreise, die das Sproßende beschreibt, können weit über einen Meter Durchmesser haben, wie es Darwin bei der Asklepiadazee Ceropegia Gardneri beobachtete, sind in der Regel aber bedeutend kleiner. Die Windebewegung geht Tag und Nacht ungeschwächt vor sich. „So sucht der windende Sproß seine Umgebung förmlich ab, um eine Stütze zu finden." (Haberlandt).

Nicht selten treten Hilfsvorrichtungen in Zusammenwirkung mit dem Winden des Stengels auf. Sie haben alle den Zweck, den Reibungswiderstand zwischen Windestengel und Stütze zu erhöhen und so das Herabrutschen des ersten verhüten zu helfen. Zuweilen sind es ankerförmig rückwärtsgekrümmte Haare wie bei Phaseolus-, Ipomoea-, Dioscorea-Arten und Loasazeen. Manche Winder entwickeln solche Haare — die dann also Anpassungen darstellen — nur an dem windenden Hauptstengel, niemals an den nichtwindenden Seitentrieben (z. B. die Dilleniazee Tetracera fagifolia). Bei windenden Kombretazeen werden die stehenbleibenden Blattstiele zu Dornen umgewandelt. Auch starkentwickelte Lentizellen können die Befestigung des windenden Stengels fördern, ebenso Korkwarzen, Korkstacheln (Abb. 45) oder -flügel (Abb. 47 rechts).

Einige Asklepiadazeen, wie die Gattung Hoya, zeigen eine Verbindung des Windens mit Wurzelklettern. „Diese Formen stehen gewissermaßen im Begriff, sich

zu typischen Wurzelkletterern zu entwickeln, die ihrerseits dann wieder als Ausgangsform für die wurzelkletternden Epiphyten nach Art von Dischidia imbricata dienen konnten."

Eine reichliche Verzweigung der Schlinger tritt erst ein, wenn sie die Laubkronen des Waldes erreicht haben. Dann wird vorwiegend seitlich abstehendes, nicht windendes Geäst erzeugt, während die in die Höhe kletternden Stengel meist ganz unverzweigt geblieben sind und nach Abwerfen der Blätter als nackte, um die Stützen geschlungne Taue erscheinen, höchstens hier und da einen Seitenzweig mit gleichem Verhalten abgeben. (Abb. 27, 28, 29.)

Abb. 46.
Querschnitte von Lianenstämmen aus der Familie der Sapindazeen mit kabelartiger Anordnung der Elemente.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Die Ähnlichkeit der Lianenstämme mit Tauen und Kabeln ist für jeden Besucher des Tropenwaldes unverkennbar. Und nicht nur äußerlich besteht sie. „Die besondere Art und Weise, wie der Lianenstamm auf Festigkeit beansprucht wird, ist es gewesen, wodurch jene Ähnlichkeit auf dem Wege allmählicher Anpassung erreicht worden ist. Der Lianenstamm wird nämlich wie ein Tau zunächst auf Zug beansprucht, indem er bei hängender Stellung die eigene Last zu tragen hat, bei bogigem Verlauf von einem Ast oder einem Baum zum andern durch Bewegungen dieser im Winde gezerrt und gezogen wird. Ein Zug wird auf die Lianen auch ausgeübt, wenn der Stamm des Stützbaumes allmählich in die Dicke wächst. Auch Biegungsfestigkeit kommt natürlich in Betracht. Diesen Zwecken entspricht ein kabelartiger Bau des Lianenstammes am besten, weshalb der Holzkörper nicht, wie bei den druckfesten Stämmen der Bäume solide, sondern in zahlreiche einzelne, durch Parenchymmassen verkittete Stränge zerklüftet erscheint, die seitlich mehr oder minder gegeneinander verschiebbar sind. Diese Zerklüftung tritt durch Längsrinnenbildung auch äußerlich oft hervor." (Abb. 46.)

Unter allen Kletterpflanzen erreichen die größte Vollkommenheit der Anpassung die Rankenkletterer. Ihre fortgeschrittensten Vertreter wie die Kukurbitazeen, Passiflorazeen, Vitazeen, sind mit Eigenschaften begabt, die in ausgezeichneter Weise

schnell und wirksam die Befestigung der dünnen, raschwüchsigen Stengel an den Stützen ermöglichen. Allen Ranken, wie verschieden sie auch aussehen mögen, ist eine Reizbarkeit gemeinsam, die bei andauernder Berührung mit dargebotnen Stützen eine Einkrümmung bewirkt. Morphologisch sind die Ranken entweder Phyllome (Blattgebilde) oder Kaulome (Sprosse).

Bei den Blattkletterern erfolgt die Umgreifung der Stütze in seltnen Fällen durch die ganz normal gebildete Blattspreite (einige Fumaria-Arten). In eine lange, feine, rankenartige Spitze sind die Blätter der in den Tropen der alten Welt weit verbreiteten Flagellaria indica ausgezogen, ebenso die der Liliazee Gloriosa. Meist ist der Blattstiel mit der zum Ranken nötigen Reizbarkeit ausgestattet, z. B. bei unsrer Clematis vitalba und andern Vertretern der Gattung, ferner bei manchen Arten der Kapuzinerkresse (Tropaeolum). Eins der bekanntesten und schönsten, auch bei uns in Warmhäusern zu beobachtenden Beispiele eines Blattstielrankers stellen die Kannenpflanzen (Nepenthes, Abb. 68) dar.

Abb. 47.
Links: Stück einer „Affenstiege" (Bauhinia spec.). Die dunklen Stellen auf den Wölbungen sind die Ansatzstellen von Seitenzweigen. Rechts: Unbekannte Liane mit sternförmig angeordneten Korkleisten. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Außerordentlich häufig sind die Fälle, in denen Blätter ihre ursprüngliche Verrichtung und infolge dessen ihre Gestalt ganz aufgeben und zu fadenförmigen Ranken umgebildet sind. Pflanzen mit solchen Organen bezeichnet Schenck im Gegensatz zu den eben besprochnen Blattkletterern als Blattranker. Zu ihnen gehören vorzüglich eine große Anzahl Arten aus den Familien der Smilakazeen, Papilionazeen, Bignoniazeen und Kukurbitazeen. Bei den meisten Wicken-, Linsen- und Erbsenarten sind das Endblättchen oder noch einige der obersten Fiederblättchen zu Ranken umgebildet, bei Lathyrus aphaca das ganze Blatt; nur die Nebenblätter dienen hier als Assimilationsorgane. Dieser Gruppe gehört eine der mächtigsten Lianen des tropischen Urwaldes an: Entada scandens.

Eine besondre Form der Blattranken bilden die Krallenranken von Bignonia unguis und einiger Verwandten. Die Endranke der Blätter ist hier dreispaltig und ahmt die Form eines dreikralligen Vogelfußes nach. Die einzelnen Krallen sind kräftig und hart, in der Mitte etwas dicker, und endigen in eine scharfe rückwärts

gekrümmte Spitze. Andre Bignoniazen erzeugen an Stelle dieser Krallen infolge des Berührungsreizes Haftscheiben, wie sie auch bei manchen Arten des wilden Weins vorkommen.

Als höchst entwickelte Blattranker sind die in den Tropen so zahlreich vertretnen Kürbisgewächse anzusehen. Von den etwa 650 Arten gibt es kaum zehn, die nicht ranken. Wir können sie als Blatt-Fadenranker bezeichnen. Biologisch schließen sie sich eng

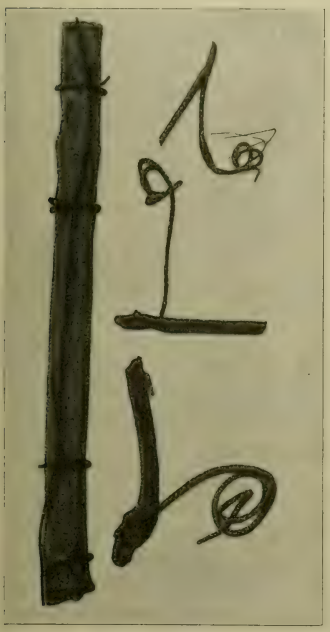


Abb. 48.
Zweigklimmer
aus den Familien der Anonazeen und Leguminosen. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Abb. 49.
Pluckenetia spec., Liane mit blattlosem Vorläufertrieb.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

an die noch zu nennenden Achsen-Fadenranker an, und auch am Aufbau ihrer Ranken sind außer Blättern schon Sproßglieder beteiligt.

Die Achsenkletterer benutzen nicht die Blätter, sondern unveränderte oder umgebildete Achsenteile zum Klettern. Unter ihnen stellen eine fast rein tropische Gruppe die Zweigklimmer dar, die sich hauptsächlich unter Polygalazeen, Leguminosen, Konnarazeen, Hippokrateazeen und unter den altweltlichen Anonazeen finden. Ganz normal ausgebildete Seitenzweige sind bei ihnen mit Reizbarkeit begabt, so daß sie sich um Stützen krümmen können (Abb. 48).

Die Kletterorgane der Hakenklimmer stellen, wie schon der Name sagt, hakenförmige Gebilde dar (Abb. 50), die sich in seltneren Fällen aus Dornen, häufiger aus

Blütenstandsstielen, die zuweilen noch Blüten hervorbringen, umgewandelt haben. Nach Umfassen der Stütze erfahren sie meist eine beträchtliche Verdickung. Auch diese Gruppe ist rein tropisch und setzt sich zusammen aus Olakazeen und Rutazeen (Dornen!), aus Anonazeen, Loganiazeen, Dipterokarpazeen, Rubiazeen (Infloreszenzstiele!).

Sehr nahe stehen ihnen die Uhrfederranker. Auch sie bilden aus Infloreszenzstielen oder aus vegetativen Achsen Kletterorgane, die sich nach dem Auffangen der Stütze verdicken können. Charakteristisch für sie ist, daß sie sich in einer Ebne uhrfederartig zu einer lockren elastischen Spirale aufrollen, in der sich die Stützen fangen. Ramnazeen, Sapindazeen, viele Arten der Leguminosengattung Bauhinia gehören in diese ebenfalls rein tropische Gruppe.

Die vollkommensten Kletterorgane weisen die Achsen-Fadenranker auf, deren Hauptvertreter die Vitazeen und Passiflorazeen sind. Sie besitzen die feinste Empfindlichkeit für Berührungsreiz und wickeln sich in vielen Windungen um die Stütze herum. Einzelne Arten halten sich mit Haftscheiben fest, in denen die Ranken endigen.

Einen eigenartigen Typus einer Kletterpflanze beobachtete in neuerer Zeit Ule in Brasilien. Es ist eine Kapparidazee, der als einziges Klettermittel die etwas gekrümmten Fruchtstiele dienen, die wie zwei kleine Haken die Reste des Replums, d. h. der stehenbleibenden Scheidewand der Schotenfrucht, tragen. Die nach dieser Eigenheit von Ule als Haptocarpum bezeichnete Pflanze wird nur wenig über meterhoch und hat dünne, etwas verholzende Stengel. In der Jugend vermag sie sich leichter aufrecht zu erhalten, auch kann sie sich durch die etwas feinstachligen Blattstiele im Gebüsch stützen. Die Fruchtstiele helfen ihr erst, wenn sie höher wird. Ob dieser Kletterapparat als Anpassung aufzufassen ist, möchte ich bezweifeln.

Infolge gewisser übereinstimmender Lebensverhältnisse haben alle Kletterpflanzen eine Reihe gemeinsamer Eigentümlichkeiten erworben. Ein meist überall zu beobachtender Zug ist das Vorauseilen der besondern Klettereinrichtungen vor der Laubentfaltung, bzw. die gänzliche Unterdrückung der letzten. Der Zweck dieses Verhaltens ist leicht einzusehen: Die Kletterorgane sollen beim Aufsuchen der Stützen nicht von den abstehenden Blättern behindert oder von ihrer Schwere herabgezogen werden. Nicht selten meterlang von der Spitze ab erzeugen die windenden Sprossen nur schuppige Hochblätter (Abb. 49) oder die ersten Anlagen der Laubspreiten. Bei manchen tropischen Lianen werden, worauf Treub zuerst hingewiesen hat, an den kletternden Langtrieben überhaupt nur schuppige Blätter gebildet, während die Laubblätter erst an später entstehenden seitlichen Kurztrieben auftreten. Diese langen Geißeln ragen raketenartig oder wie riesige schlanke Polypenarme aus dem Gebüsch und den Baumkronen hervor. Dabei beschreibt die rotierende Spitze große Kreise und sucht so einen weiten Umkreis nach stützenden Ästen und Zweigen ab. Der Erfolg, den sie dabei hat, hängt von der Länge der rotierenden Spitze und von ihrer Schwere ab; die letzte aber ist in erster Linie abhängig von der Schwere der seitlichen Organe, der Blätter. Je leichter deren Masse ist, ein um so längerer Sproß kann bei demselben Arbeitsaufwand rotieren, ohne durch sein Gewicht nach unten gezogen zu werden; und um so größer ist für die Pflanze die Wahrscheinlichkeit, eine Stütze zu finden. Wird die Biegungsfestigkeit des rotierenden Sprosses durch sein Gewicht überschritten, so hängt er wie die Äste eines „Trauerbaumes“ abwärts, und dann stellt sich sofort ein Größen-

wachstum seiner Blätter ein; ebenso nach Erfassen einer Stütze. Raciborski, der diese Verhältnisse eingehender studiert hat, maß bei Beaumontia grandiflora (Apocynazee) den Abstand zwischen der Spitze der Triebe und dem ersten Blatt, das eine Länge von 50 mm erreichte. Bei Sprossen, die eine Stütze erfaßt hatten, trat es in 155—346 mm Entfernung von der Spitze auf, bei frei wachsenden, noch rotierenden Sprossen in 735—1333 mm. Bei anderen Lianen verkümmern an den Sprossen, die nicht bald eine Stütze finden, die Blätteranlagen und werden abgeworfen; schließlich stirbt auch der Vegetationspunkt ab. Ist eine Stütze erfaßt, so bleiben die Blätter stehen und erreichen ihre natürliche Größe. Welchen Wert die Natur auf diese Erleichterung für die Klimmer legt, sieht man daraus, daß selbst da, wo ein Teil des Laubblatts zur Ranke geworden ist, die Entwicklung dieser den übrigen normalen Blatteilen weit vorauseilt. Und zwar geschieht das in jedem Falle, gleichgültig, ob die Spitze des Blattes rankenartig wird, wie bei Bignonia unguis, oder der Stiel, z. B. bei Entada polystachya.

Schon bei den Spreizklimmern fällt dieser Zug auf. Einer Reihe von Bambus-Arten wurde es leicht, zur kletternden Lebensweise überzugehen, weil schon die normal wachsenden Bambusen ihre 30—40 m langen Halme erst lanzenartig gen Himmel strecken, bevor Seitensprosse und Blätter auftreten. Bei den Rotang-Palmen entbehren die Geißeln, obwohl sie nichts weiter sind als Blattspindeln, der Fiederblättchen. Gewöhnlich bilden die Geißeln ja nur das obere Ende normaler Blätter, doch gibt es Arten (z. B. Calamus extensus), bei denen gewisse, an der Peripherie der Pflanze stehende Blätter gänzlich in Geißeln umgewandelt sind, ohne überhaupt noch Spreitenteile zu entwickeln. Am auffallendsten tritt die Erscheinung aber bei den Windepflanzen hervor. Beaumontia grandiflora ist schon genannt worden. Eine andre Apocynazee, Anodendron paniculatum, entsendet bis zwei Meter lange blattlose Windesprosse, und weitere Beispiele könnten noch zahlreich hinzugefügt werden.

Sehr merkwürdig ist der innere Bau der an den rotierenden Sprossen so lange im Wachstum zurückgehaltnen Blattanlagen. Die Hemmung trifft nicht gleichmäßig das ganze Blatt. Während die eigentliche Blattfläche, die „Spreite", noch sehr klein und auch anatomisch ganz unausgebildet ist, noch keine Differenzierung in verschiedne Gewebsarten, keine sekundären Nerven, keine Interzellularen und Spaltöffnungen zeigt, findet sich an der Spitze dieser Spreite ein Teil, der zur selben Zeit schon vollständig differenziert ist, assimiliert, atmet und Sekrete abscheidet. Diese charakteristische, schon frühzeitig als besondres Organ ausgebildete Spitze des Blattes, die meist in die übrige Spreite allmählich übergeht, zuweilen aber auch deutlich abgesetzt ist, verliert sich in vielen Fällen nach der vollständigen Entfaltung des Blattes durch Einschrumpfen. Bei manchen Pflanzen, wie Dioscorea, bleibt sie aber bestehen. Raciborski, der sie in Anlehnung an einen schon 1856 von Hermann Crüger gebrauchten Ausdruck „Vorläuferspitze" nennt, schreibt ihr den Zweck zu, an schnell wachsenden Sprossen die Tätigkeit der Blätter, die doch nicht ganz entbehrt werden kann, zu ersetzen. Sie kommt aber auch an schneller heranwachsenden Blättern bei andren Pflanzen als Lianen vor, und ihre Bedeutung ist noch nicht überall klargestellt.

Andrerseits tritt nicht bei allen Lianen an den Blattanlagen der rotierenden Sprosse die Vorläuferspitze auf. Sie wird dann durch andre Organe ersetzt, die ihre

Aufgabe erfüllen können. Zuweilen sind es die allein sich findenden schuppigen Niederblätter, von denen schon die Rede war. In andren Fällen, bei vielen kletternden Rosazeen, Leguminosen, Konarazeen, Büttneriazeen wachsen die Nebenblätter schnell zu gut funktionierenden Organen heran. Auch die Ranken eilen, wie schon erwähnt, der Blattentwicklung weit voraus und übernehmen nicht nur das Umklammern der Stützen, sondern auch den Ersatz der Blätter. Denn schon im ganz jugendlichen Zustande, wenn sie zum Erfassen einer Stütze noch gar nicht fähig sind, besitzen sie völlig ausgebildete Gewebe, Chlorophyll und Spaltöffnungen, so z. B. bei Vitazeen, Sapindazeen, Passiflorazeen, Kukurbitazeen und andren Familien.

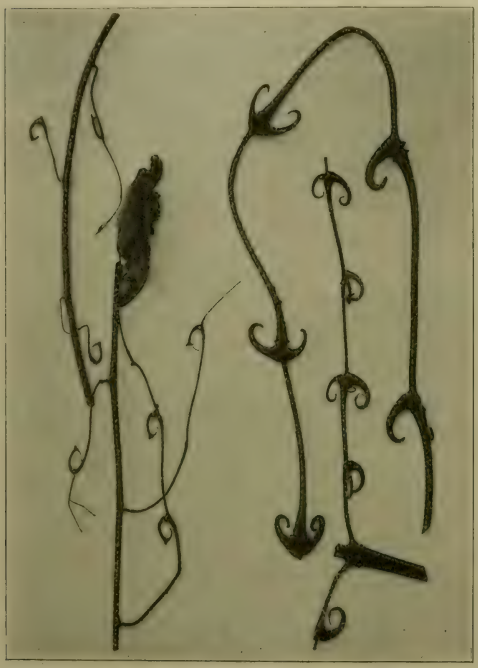


Abb. 50.
Hakenklimmer. Links: Artabotrys spec. (Anonazee); die Kletterhaken sind umgewandelte Laubsprosse mit Blütenständen. Rechts: Uncaria gambir (Rubiazee); die Haken sind aus Blütenständen hervorgegangen. (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Durchgehend ist bei den Kletterpflanzen der anatomische Bau des Stammes, soweit er zur Leitung des Saftstroms in Beziehung steht, nach derselben Richtung hin beeinflußt: Der Durchmesser der Gefäßhöhlungen ist sehr groß. Bei dem geringen Umfang und der Länge der Lianenstämme würde sonst der Ersatz des Transpirationswassers der Krone zu schwierig sein. Infolge der Gefäßweite wird der Reibungswiderstand, der sich dem aufsteigenden Wasserstrom entgegenstellt, bedeutend herabgesetzt und so ein schnelleres Steigen ermöglicht. Bei Calamus angustifolius treten Leitungsröhren von mehr als $^1/_2$ mm Durchmesser auf, sogar 0,7 mm sind bei einzelnen Lianen gemessen worden. Eine Weite von $^1/_3$ mm ist gar keine Seltenheit. So große Gefäßöffnungen sind auf dem Querschnitt natürlich mit bloßem Auge erkennbar: das Holz der Lianen erscheint sehr großporig.

Der Beschleunigung und Erhöhung des Wasserstroms bei den Kletterpflanzen dient auch die Einrichtung, daß der Stamm vom Umfang bis zur Mitte in allen Altersstadien leitungsfähig bleibt: es wird kein Kernholz gebildet, wie bei den Säulenstämmen vieler Bäume, deren axiler Teil durch anatomische und chemische Veränderungen, hauptsächlich Harzbildung in den Gefässen, aus der Leitungsbahn des Wassers ausgeschaltet wird und der mechanischen Festigkeit zugute kommt.

Infolge dieses Baues wird tatsächlich eine außerordentlich große Menge von Wasser in den Lianenstämmen geleitet. Sie sind stets so stark mit Wasser angefüllt, daß es bei Verletzungen heraustropft. Wenn man ein etwa meterlanges Stück einer Liane heraushaut, den einen Querschnitt schräg anbringt und die Spitze nach unten hält, strömt die Flüssigkeit nicht selten in einem zusammenhängenden Strahl heraus. Ich habe öfter auf meinen Wandrungen im Urwald den Durst mit Lianenwasser gestillt.

Die Ableitung der organischen Stoffe aus den Blättern, die in den Siebröhren geschieht, ist einer Beschleunigung nicht bedürftig. Dagegen müssen diese weichen, nicht verholzenden Leitungsbahnen vor Zerstörung durch starken seitlichen Druck geschützt werden, der sich bei Lianen besonders infolge des Dickenwachstums der Stützbäume einstellt. Neben andern Einrichtungen, die gewöhnlich nur anatomisch erkennbar sind, ist die seitliche Abplattung vieler Lianen (Rhynchosia-, Bauhinia-, Serjania-Arten und andrer) als Schutz des Siebgewebes zu deuten. Sie kommt dadurch zustande, daß das Dickenwachstum der späteren Jahre nicht in geschlossnen Ringen um den ursprünglichen Stamm erfolgt, sondern nur nach zwei gegenüberliegenden Seiten hin. In gewissen Zeiträumen bildet sich abschnittweise aus dem Parenchym ein neues Kambium, das regelrecht nach innen Holz, nach außen Phloëm erzeugt. Die Neubildungen setzen sich kappenartig auf einander mit stärkster Entwickelung des Phloëms an der äußeren Rundung. So ist es vor seitlichem Druck, der seine Leistungsfähigkeit beeinträchtigen könnte, möglichst bewahrt, da die Holzteile als Schutzpfosten wirken. Noch vollkommener ist die Wirkung, wenn die bandförmigen Lianenstämme zugleich gewellt sind wie die seltsamen unter dem Namen „Affenstiegen" bekannten Bauhinia-Stämme in Amerika. Da die beiden Ränder des Bandes weit weniger hin und her gebogen, manchmal sogar ganz gerade und noch dazu verdickt sind, bilden sie einen festen Rahmen für das stark gewellte Mittelfeld. Bei Zerrungen wird zunächst nur der Rahmen betroffen, und die Gewebe des Mittelfeldes können die Säfte unbehindert von und zu den Ästen leiten, die an den Breitseiten aus ihnen entspringen (Abb. 47).

Eine Reihe von Eigenarten, die allerdings nicht durchgängig sind, weisen die Blätter der Kletterpflanze auf. Bei den Wurzelkletterern findet sich nicht selten eine Zweigestaltigkeit (Dimorphismus) der Blätter, die damit zusammenhängt, daß die Stengel vieler dieser Gewächse nur im Jugendstadium an der Unterlage mit Wurzeln befestigt sind, in einem gewissen Alter sich aber von der Stütze loslösen und dann frei in den Raum hinauswachsen. Diese Tatsache, ebenso wie den Blattdimorphismus kann man sehr gut beim Efeu beobachten. An seinen kletternden Stämmen besitzen die Blätter bekanntlich eine drei- bis fünflappige Gestalt, während sie an den frei in die Luft ragenden Sprossen, an denen auch die Blüten auftreten, zugespitzteiförmig sind. Dasselbe Verhalten zeigt eine Reihe wurzelkletternder Ficus-Arten, Marcgraviazeen und andre, nur daß hier die Blätter der unteren kletternden Sprosse nicht gelappt, sondern mehr oder weniger ungleichseitig erscheinen. Kerner hat gezeigt, daß sowohl die gelappte wie die ungleichseitige Blattform besonders geeignet ist, ein Blättermosaik zustande zu bringen, in dem sich die Spreiten möglichst wenig gegenseitig decken und der Assimilationsarbeit entziehen. Das ist bei diesen der Unterlage eng ange-

schmiegten Pflanzen um so nötiger, als zur Ausbreitung ihrer ganzen Blättermasse nur eine einzige Fläche zur Verfügung steht, die noch dazu im tiefen Waldesschatten liegt. Schenck hat noch geltend gemacht, daß infolge der Ausfüllung aller Lücken durch die Blätter die Haftwurzeln vor Austrocknung gut geschützt seien.

Eine auffallende Übereinstimmung zeigen viele kletternde Pflanzen, vor allem die Winder und auch einige Ranker, nicht aber die Spreizklimmer, in der äußeren Form der Laubblätter. Es sind einige wenige Blattformen, durch nierenförmigen, herz- oder pfeilförmig gestalteten Grund ausgezeichnet, die vielfach wiederkehren. Ferner sind die Blattspreiten meist schräg nach unten an den abstehenden Stielen gestellt. Die Übereinstimmung der Blattformen bei windenden Pflanzen aus ganz verschiednen Familien (Diskoreazeen, Piperazeen, Aristolochiazeen, Basellazeen, Polygonazeen, Vitazeen, Menispermazeen, Konvolvulazeen) ist oft überraschend und um so merkwürdiger, als sich die sonst ganz abweichende Monokotylen-Blattform ihr unterordnet. Man muß auf den Gedanken kommen, daß die herzförmige Gestalt der Blätter für Windepflanzen die zweckmäßigste sei. Worin diese Beziehung besteht, ließen alle Beobachter der Tatsache bisher auf sich beruhen.

Will man eine Erklärung versuchen, so darf man meiner Ansicht nach dem ausgebuchteten Grund der Blattform nicht das Hauptgewicht beilegen. Mit nieren-, herz- und pfeilförmigem Blattgrund ist jedoch sehr häufig eine handförmige Anordnung der Nerven verbunden; darauf kommt es an. Die Kletterpflanzen haben mit Schwierigkeiten der Wasserversorgung zu kämpfen. Ihre im Verhältnis zum übrigen Vegetationskörper oft kleine Krone hat ein großes Maß von Assimilationsarbeit zu leisten. Messende Versuche würden bei vielen Lianen wahrscheinlich eine hohe Assimilationskraft des einzelnen Blattes ergeben, dazu sind große Mengen der Nährsalze erforderlich, deren Zuführung von der Wasserdurchströmung des Blattes abhängt. Daß 3—5 oder gar 7—9, bei Bauhinia zuweilen 11 annähernd gleich starke Leitungsbahnen, die in die Spreite eintreten, das Wasser schneller verteilen als fiederförmige Nervatur, liegt auf der Hand. Von einem Arzt wurde ich darauf aufmerksam gemacht, daß es im tierischen Blutkreislauf entsprechende Fälle gibt: die sogenannten Wundernetze, z. B. in der Niere, und die venae vorticosae des Auges. Auch bei breitem, abgerundetem Blattgrunde ist strahlige Anordnung der Nerven möglich; solche Blattformen finden sich deshalb auch nicht selten bei Lianen, z. B. bei kletternden Piper-Arten und Bignoniazeen, öfter in der viele Kletterer enthaltenden Gattung Bauhinia usw. Eine sehr häufige Erscheinung bei Lianen sind auch handförmig gelappte Blätter.

Das Vorkommen handförmiger Nervatur bei nichtkletternden Pflanzen ist kein Grund gegen meine Auffassung. Auch zur Steifung des Blattes ist sie wohl geeignet. Diese verschiedne Leistung der Nerven muß sich in ihrem anatomischen Bau aussprechen. In der Tat fand ich schon bei wenigen Untersuchungen, daß in den Bogennerven von Kletterpflanzen das Leitungsgewebe gegen mechanische Zellen stark in den Vordergrund tritt; bei dem Kampferbaum, den krautigen oder strauchigen Miconia- und Cavendishia-Arten war das Verhältnis umgekehrt. Noch beweiskräftiger werden die Gegensätze, wenn sie in ein und derselben Familie auftreten, wie ich es bei einer kletternden Aristolochia- und einer strauchigen Apama-Art feststellte. Auch die Tatsache ist in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß die Blätter nicht klet-

ternder Pflanzen gewöhnlich nur 3, seltener 5 auffällige Bogennerven haben, die der Lianen meist 5, nicht selten mehr, von annähernd gleicher Stärke. Bei jenen ist die Blattform im ganzen viel gestreckter, am Grunde häufig sogar keilförmig zugespitzt, und bedarf deshalb unter gewissen Umständen, z. B. wenn die Blätter aufrecht stehen sollen, der Längssteifung. Daß bei abwärts hängenden Blättern der bogenförmige Verlauf der nach der Träufelspitze hin zusammenlaufenden Hauptnerven zur Entwässrung der Spreite dienlich sein kann, hat schon Stahl ausgesprochen. Das trifft natürlich auch für aufgerichtete Blätter mit keilförmigem Grunde zu. Es wäre wünschenswert, diese Fragen — im Zusammenhang mit der Schildform der Blätter — umfänglich näher zu untersuchen.

Was die durchgehends abwärts gerichtete Lage der von langen Stielen getragnen Lianenblätter betrifft, so machte mich Lauterbach darauf aufmerksam, daß dadurch die Herstellung von Blattmosaiken erleichtert werden könne. Diesem Zweck könnte auch die Grundausbuchtung des Blattes und die Zuspitzung dienstbar sein; sicher ist es nach dem Gesagten die Lappung. Vielleicht steht auch die so häufig zweiteilige Blattform bei Bauhinia damit in Zusammenhang.

Eine andre Eigentümlichkeit der Blätter von Kletterpflanzen hat Haberlandt betont: die häufige Umwandlung der Blattstielbasen zu Gelenkpolstern, d. h. zu kräftigen Bewegungsorganen, die auch dann noch in Tätigkeit treten und der Blattspreite eine andre Richtung geben können, wenn das Blatt längst ausgewachsen ist. Sie fehlen auch Bäumen und Sträuchern nicht, nehmen aber bei vielen Lianen besonders große Dimensionen an. Der Vorteil dieser Einrichtung ist klar. Bei Lianen erfährt die ursprüngliche Lage der Sprosse besonders leicht nachträgliche Verschiebungen, infolge deren die Blattspreiten in eine ungünstige Lichtlage geraten können. Die Gelenkpolster ermöglichen es ihnen, wieder die vorteilhafteste Stellung aufzusuchen.

2. Epiphytismus.

Dieses biotische Verhältnis kann man kaum als gegenseitige Einwirkung bezeichnen. Es handelt sich dabei lediglich um eine Art „Platzparasitismus", fast ohne irgend welche spezifische Betonung. Epiphyten nennen wir nämlich solche Pflanzen, die nicht im Erdboden wurzeln, sondern auf andren Gewächsen keimen und sich entwickeln, sie jedoch nur oberflächlich bewohnen, ohne in ihr Gewebe einzudringen und ihnen Nahrungssäfte zu entziehen. Den phanerogamen Epiphyten bieten meist die Stämme und Äste der Bäume und größeren Sträucher Wohnplätze. In seltnen Fällen findet man Orchideen auf Blättern wachsend. Dieses Verhalten tritt aber sehr verbreitet bei niederen Pflanzen auf, die man dann als Epiphyllen bezeichnet. Hier scheint sich ein Übergang zu echtem Parasitismus zu finden und damit eine Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen. Die höheren Epiphyten sind dagegen wohl kaum der Art nach an die Tragpflanze gebunden; gehen sie doch gelegentlich sogar auf Gestein über (Abb. 34). Außerdem wird — wie schon bemerkt — die eigentliche Voraussetzung für das Dasein der Epiphyten vom Klima gegeben. Da aber in der Regel als „Standort" Pflanzen in Betracht kommen, so soll hier der Epiphytismus unter die biotischen Faktoren gerechnet werden.

Die Herausbildung der epiphytischen Lebensweise ist zum größten Teil der auslesenden und züchtenden Wirkung des Kampfes um den Raum zuzuschreiben. Bei einer

nicht geringen Anzahl von Gewächsen freilich trat wohl sicher das Ringen nach Licht hinzu. Denn der Epiphytismus ist, bei den höheren Pflanzen wenigstens, sicher in den dichten Regenwäldern der Tropen entstanden, wo der nur dämmrig beleuchtete Erdboden fast überall von dichtestem Pflanzenwuchs bedeckt ist. Schimper schildert den Vorgang sehr einleuchtend. Die ersten Epiphyten dürften Gelegenheitsepiphyten gewesen sein. Gewisse Pflanzen des Waldbodens vermögen sich auch auf rissigen Stämmen, in Astgablungen und an andren Stellen, wo sich Humus sammelt, anzusiedeln und zu gedeihen. So verhalten sich in den Tropen heute noch verschiedne Solanazeen, Melastomatazeen, Farne und andre. Manche von ihnen wären, ohne diesen sichren Hort, auf dem Kampfplatz des Waldbodens vielleicht zugrunde gegangen. Auf den Bäumen aber traten zunächst nur wenige Arten in Wettbewerb. Denn die Lebensmöglichkeit auf Bäumen setzt bestimmte Eigenschaften voraus, die keineswegs allgemeiner bei den Pflanzen anzutreffen sind. So müssen die Samen, um auf Bäume gelangen zu können, nicht nur der wagerechten, sondern auch der senkrechten Verbreitung, der Fortführung nach oben fähig sein. Diese kann entweder durch baumbewohnende Tiere

Abb. 51.
Wurzelkletterer an einem Baum. Die gefiederten Blätter links gehören einer Arazee an, die Blattbüschel rechts einer Conocephalus-Art. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

geschehen, oder die Samen können durch den Wind nach oben geführt werden. Da die Luftströmungen im Walde nur schwach sind, müssen die durch sie zu hebenden Samen außerordentlich leicht sein. Das ist bei den staubförmigen Farnsporen in der Tat der Fall, ebenso bei den Samen mancher Orchideen, die häufig nur wenige Tausendstel eines Milligramms wiegen. Die Samen andrer Pflanzen wie mancher Rhododendron-Arten, Bromeliazeen, Asklepiadazeen, Gesnerazeen, Rubiazeen, sind mit geeigneten Flugapparaten, feinen Häutchen, Flügeln oder Haaren versehen. Ferner sind vor andern alle Gewächse im Vorteil, die viele Nebenwurzeln erzeugen, sich dadurch gut befestigen und den Humus genügend ausnützen können; schließlich auch die, die mit wenig Wasser vorlieb nehmen oder Schutzeinrichtungen gegen übermäßige Transpiration besitzen. So war die Zahl der Arten, die ihre Zuflucht auf Bäumen finden konnten, verhältnismäßig gering.

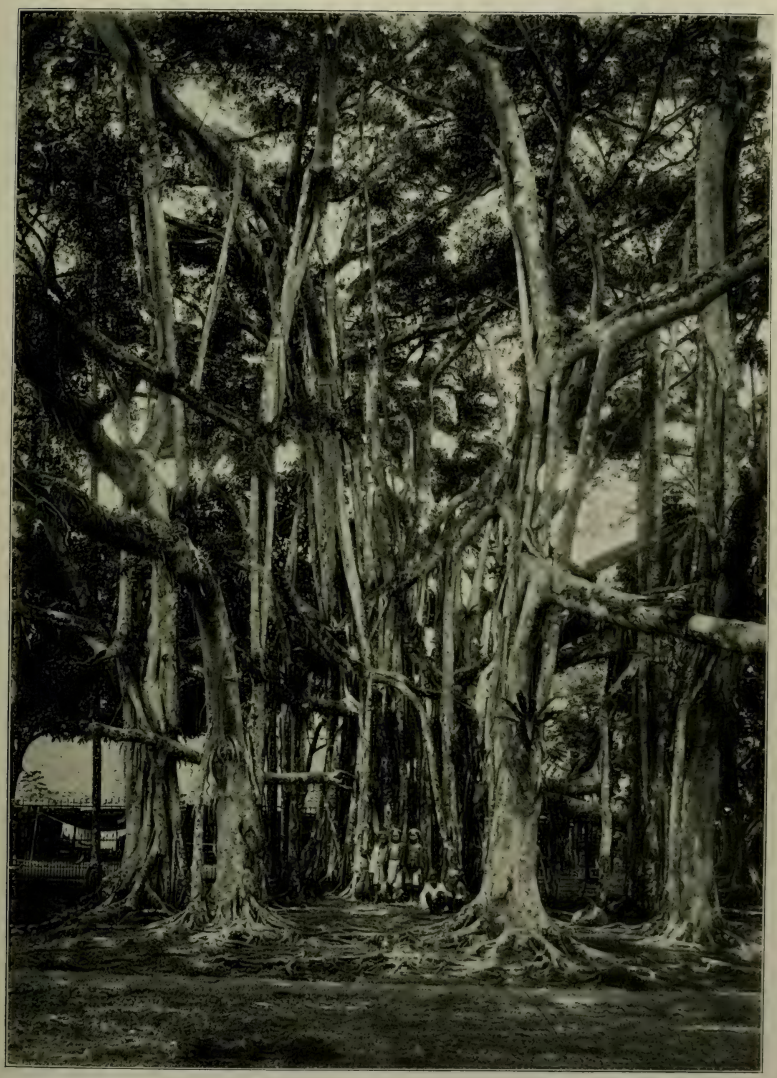
Abb. 52.
Wurzelkletternde Araxee. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Infolge der Verschärfung des Daseinskampfes auf dem Waldboden nahm die Menge der baumbewohnenden Pflanzen jedoch immer mehr zu, und der Kampf um den Raum setzte auch auf den Bäumen ein. Dadurch wurden alle Eigenschaften, die für Lebensweise auf Bäumen geeignet sind, zu größerer Vollkommenheit herangezüchtet.

Zuerst werden sicher die unteren, dickeren, feuchteren, den meisten Humus sammelnden Astachseln und Äste besetzt worden sein. Dann trat das Bedürfnis ein, weiter nach oben zu steigen. Deshalb wurden namentlich die Eigentümlichkeiten erhalten und weitergebildet, die einen Epiphyten befähigten, nach den höheren Teilen der Baumkronen fortzuschreiten und dadurch mehr Raum und Licht zu gewinnen.

Welche Eigenschaften waren es nun, die ein Aufwärtssteigen der Epiphyten begünstigten? — Hauptsächlich alle die, die als Schutzmittel gegen Trockenheit gelten können. Denn auf jeder Stufe des Weges vom Grunde zum Gipfel des Baumes mußte der Gewinn an Raum und Licht mit einem Verlust an Feuchtigkeit bezahlt werden. Die in den niederen Regionen der Bäume, an den Stämmen und unteren Ästen wohnenden Epiphyten sind mehr oder weniger noch hygrophil, die auf den höchsten Ästen und am Umfang der Krone wachsenden aber xerophil. Diese sonnenliebenden Epiphyten der Baumwipfeln habe ihre Schattenpflanzennatur so gründlich abgelegt, daß sie auch imstande sind, trockne Wälder zu besiedeln, namentlich die Monsun- und Savannenwälder. Übrigens dürfte die Ansicht Schimpers, daß alle Epiphyten Urwaldpflanzen gewesen seien, zu weit gehen. Drude macht darauf aufmerksam, daß die epiphytischen Kakteen jedenfalls aus offnen Formationen stammen. Ein Grund für das Annehmen dieser Lebensweise ist bei ihnen allerdings schwer zu finden. Der Kampf um Raum und Licht kann es kaum gewesen sein; man müßte denn in Betracht ziehen, daß das Lichtbedürfnis der Pflanzen verschieden ist, und daß die sonnenliebenden Kakteen selbst unter der leichteren Beschattung der tropischen Trockenwälder schon leiden können. Die, welche Vorbedingungen für die epiphytische Lebensweise erfüllten, werden deshalb die lichteren Baumwipfel besiedelt haben. Im allgemeinen aber ist Schimpers Anschauung sicher richtig. Deshalb ist die Epiphytenvegetation der Monsun- und Savannenwälder auch längst nicht so reich wie die des tropischen Regenwaldes; und sie vermag überhaupt nur da zu gedeihen, wo die Trockenheit nicht zu lange dauert oder durch reichliche Taufälle gemildert wird. In höheren Breiten, wo Kälte eine lange Trockenperiode bewirkt, sind nur niedre Pflanzen wie Algen, Flechten und Moose zum Epiphytismus übergegangen.

Die Schimpersche Vorstellung von der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Epiphytismus ist auf einzelne überwiegend epiphytische Familien, vor allem auf die Farne, Orchideen und Bromeliazeen anwendbar. Eine ganze Reihe andrer sind wohl nicht diesen Weg gegangen, sondern haben sich aus Pflanzen entwickelt, die auf dem Boden hinkrochen und an ihren Knoten Adventivwurzeln erzeugten. Aus ihnen konnten leicht Wurzelkletterer werden. Mit zunehmendem Längenwachstum genügte der dünne Stengel der Zuleitung des Nährwassers vom Boden nicht mehr, und die Pflanzen trieben aus ihren oberen Teilen lange Nährwurzeln senkrecht zur Erde herab. Dadurch wurden diese Teile besser ernährt und erstarkten oft mehr als der unterwärts gelegne Stengelteil, der infolgedessen nach Aufgabe seiner Tätigkeit nicht selten gänzlich verkümmerte und abstarb. In diesem Falle macht die Pflanze in späteren Stadien ganz den Eindruck eines Epiphyten, weshalb Went auf sie den Namen Pseudo-Epiphyt (Schein-Epiphyt) anwendet. Solche Gewächse konnten dann leicht dazu übergehen, für die Aufnahme anorganischer Nahrung den Boden ganz zu verschmähen und nur die Luft und den auf der Baumrinde angehäuften Humus auszunützen, d. h. zu wahren



KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Ficus Benjamina mit Säulenwurzeln
im Gouvernementspark zu Buitenzorg auf Java

(Nach einer Original-Aufnahme)

Epiphyten zu werden. Diese Entwicklung dürften nach Went eine Reihe von Araceen, Cyclanthaceen, Pandanaceen, Moraceen, Araliaceen, Clusiaceen, Melastomataceen, Solanaceen und andre genommen haben. Manche dieser Familien zeigen uns noch heute alle Stadien nebeneinander (Abb. 51 u. 52).

Den umgekehrten Weg wie die Pseudo-Epiphyten schlagen die Hemi-Epiphyten (Halbepiphyten) ein. Dies sind Pflanzen, die zwar auf Bäumen keimen und ihre erste Entwicklung durchmachen, nachträglich aber durch lange Wurzeln mit dem Boden in Verbindung treten, so daß sie hinsichtlich ihrer Ernährung den gleichen Bedingungen unterstehen wie Bodenpflanzen, namentlich wie wurzelkletternde Lianen. Die ersten Wurzeln solcher Gewächse sind gleichartig ausgebildet und dienen zugleich zur Befestigung und Nahrungsaufnahme. Später aber zeigt sich ein scharfer Unterschied zwischen kurzen Haftwurzeln und langen, meist schnell zum Boden herabwachsenden Nährwurzeln. Die ganze Reihe der letztgenannten Familien hat solche Pflanzen aufzuweisen. In ihrer ersten, epiphytischen Lebenszeit sind die Hemi-Epiphyten xerophil und entwickeln verschiedenartige Wasserspeicher, nicht selten knollige, fleischige Anschwellungen des Stengels, wie z. B. Ficus.

Abb. 53.
Junge Würgerfeige auf dem Stamm einer Ölpalme. (Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernst.)

Eine Gruppe dieser großen Gattung, die sogenannten „Würgerfeigen", bilden eine der verbreitetsten Formen der Hemi-Epiphyten. Sie keimen besonders gern in den stehenbleibenden Blattbasen von Palmen, aber auch auf andern Bäumen, gelegentlich auch an Mauern (Abb. 34). Die zahlreichen Haftwurzeln, die die heranwachsende Pflanze aussendet, wachsen nach allen Richtungen, legen sich dicht um den Stützbaum herum und flachen sich meist stark ab. An ihren Berührungsstellen verschmelzen sie mit einander und bilden auf diese Weise schließlich einen netzförmigen Mantel um den Stützbaum (Abb. 53). Viele Jahre können beide so fortleben. Wenn aber die nach unten wachsenden Wurzeln der Feige den Boden erreichen, so erstarken sie, infolge der kräftigeren Ernährung, bald so, daß der Stützbaum in seinen Leitungsbahnen immer mehr eingeengt wird und zuletzt abstirbt. Der Würger lebt dann als selbständiger Baum weiter, und öfter kann man, wenn der Stützbaum schließlich herausgefault ist, mächtige Ficus-Bäume sehen, deren Stamm einen netzartig geflochtnen Hohlzylinder darstellt. Auch andre Familien besitzen „Würger". Viele amerikanische Clusia-Arten und die brasilianische Guttifere Renggeria comans gleichen in ihrem Wachstum völlig den Würgerfeigen. Ähnlich verhält sich in der Waldregion des östlichen Himalaya und auf den Sundainseln die kleine Skrophulariazeen-Gattung Wightia. Ob die Solanazee Markea Peckol-

tiorum einen Baumwürger darstellt, erscheint mir nach der von Gilg gegebnen Abbildung sehr zweifelhaft.

Von krautigen Pflanzen gehört wohl sicher eine Anzahl Araceen (wie Rhaphidophora) zu den Hemi-Epiphyten. Sie schicken dann, ähnlich wie die Pseudo-Epiphyten, schnellwachsende Nährwurzeln zur Erde, die entweder dem Stamme des Stützbaumes anliegen und ihn mit wagerecht abgehenden Haftwurzeln umklammern oder aus den Kronen freiherabhängen und in den Boden eindringen.

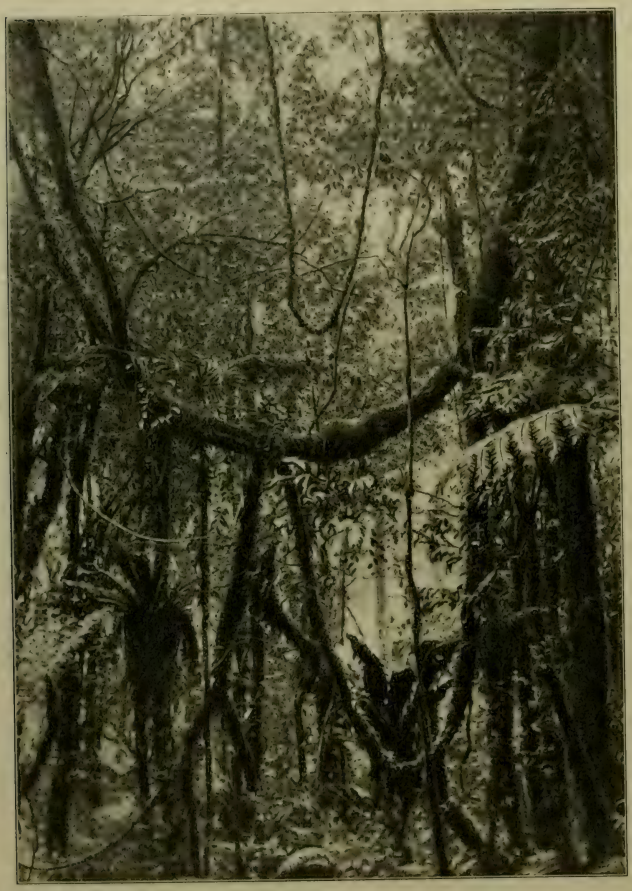


Abb. 54.
Mooswald auf Java. An den Stämmen und Lianen Asplenium nidus.
(Aufnahme von Dr. Jensen.)

Etwas näher sollen jetzt noch die Vollepiphyten betrachtet werden. Es war schon darauf hingewiesen worden, daß nur solche Pflanzen epiphytisch zu leben vermögen, deren Samen durch Luftzug oder kletternde bezw. fliegende Tiere verbreitbar sind. Größere und schwerere Samen, die eines eignen Flugapparats bedürfen, ziehen als solchen besonders gern weiche Haarbildungen vor oder sind höchstens mit schmalen flügelartigen Fortsätzen ausgestattet, die, wie jene, das Festhalten in engen Rindenspalten nicht verhindern, sondern eher begünstigen. Vereinzelt haben es selbst die winzigen Samen der Orchideen zu eignen Haftorganen, in Form von ankerartig gebognen Häkchen gebracht, wie sie Raciborski

bei den javanischen Aerides compressum und A. minimum fand. Das erste Haften der Samen wird in vielen Fällen sicher dadurch begünstigt, daß die Stämme und Äste mit Schleimausscheidungen von Algen überzogen sind. Ridley beobachtete an Bäumen des botanischen Gartens in Singapore, daß sich von epiphytischen Pflanzen die Algen zuerst einstellen, darauf Moose und Farne und schließlich Orchideen. Erst dann zeigen sich Gewächse, deren Samen von Tieren verbreitet werden. Diese erlangen gleich dadurch einen Vorteil, daß die Exkremente der Tiere außer dem Kitt zum Anheften zugleich Dünger bilden und die keimenden Samen vor Austrocknung schützen. Auch feuchte Moospolster können den Samen Halt bieten.

Es gibt aber Epiphyten, die sich mit Vorliebe nicht auf Bäumen mit rissiger, sondern mit ganz glatter Rinde ansiedeln, z. B. an Palmen oder den glänzend glatten Bambusen. Den Vogelnestfarn (Asplenium nidus) findet man besonders häufig, zuweilen reihenweise, an dünnen, glattrindigen, schwankenden Lianenstämmen (Abb. 54). Wie das Haften der Samen und die erste Befestigung des Keimlings auf so glatter und wenig umfangreicher Unterlage geschieht, bedarf noch der Feststellung. Früher glaubte man, auf eine Beobachtung Darwins gestützt, daß von den Pflanzen harzartige, klebrige Stoffe ausgeschieden würden, eine Angabe, die neuerdings bestritten wird, aber wert ist, noch einmal nachgeprüft zu werden. Unmöglich wäre es auch nicht, daß die Wurzeln des Keimlings Säuren absondern, die die glatten Palmen und Bambusstämme anätzen. Büsgen vermutet, nach einer brieflichen Mitteilung, daß Pilze im Spiel sind.

Später genügen zum Anheften für die kleineren Epiphytenformen die der Baumrinde fest angepreßten und durch Haare mit ihr verklebten Wurzeln. Das Anpressen kommt dadurch zustande, daß die Wurzeln der echten Epiphyten, vor allen die der Orchideen, fein empfindliche Berührungsreizbarkeit zeigen und außerdem negativ heliotropisch sind, was ebenfalls das Hinwachsen zur Unterlage fördert. Ihre Berührung mit Feuchtigkeit hat bei genügendem Luftzutritt und bei Lichtabschluß die Bildung von Wurzelhaaren und Seitenwurzeln zur Folge, ebenfalls ein dem Festheften dienlicher Gestaltungstrieb. Die mit diesen Eigenschaften begabten Luftwurzeln erstrecken sich bei manchen xerophilen Orchideen, wie Rhenanthera, Sarcanthus, Vanda, oft meterlang in die Luft hinaus, um durch ihre starke Berührungsempfindlichkeit geeignete Orte für die Wasserversorgung aufzusuchen. Deshalb hat Czapek solche Wurzeln, die in ihrer Bedeutung für die Pflanze an die Senkerwurzeln vieler kletternder Arazeen und Vitazeen erinnern, als Suchwurzeln bezeichnet (Abb. 55.)

Die eigentliche Befestigung der Wurzeln an der Unterlage geschieht, wie gesagt, durch Wurzelhaare, die meist eine sehr lange Lebensdauer haben, besonders bei epiphytischen Farnen. Hier ist ihr Vorkommen auch nicht auf die Wurzeln beschränkt. Asplenium obtusifolium z. B. erzeugt sie nach Giesenhagen überall dort an den Sprossen, wo diese mit der Unterlage in unmittelbare Berührung kommen. Bei den Hymenophyllazeen, die mit wenigen Ausnahmen epiphytisch leben, kommen sie sogar an den Blattstielen und der Unterseite der Blattspreite zur Ausbildung. Merkwürdig verhalten sich die Wurzelhaare bei den stark xerophilen Drymoglossum-Arten. Wenn Dürre einsetzt, zieht sich das Protoplasma der vertrocknenden Wurzelhaare samt dem Zellkern in den Basalteil der Haare zurück, wo es durch eine neu entstehende Wand von dem verdorrenden Teil abgegrenzt wird. Dieser löst sich dann ab, und der

Stumpf harrt nur des belebenden Wassertropfens, um alsbald zu einem neuen Haar auszuwachsen. Die größeren baumbewohnenden Pflanzen bilden vielfach besondre Haftwurzeln aus, wie wir sie schon kennen gelernt haben.

Bäume mit abblätternder Rinde, wie sie viele tropische Myrtazeen besitzen, sind von der Besiedlung durch Epiphyten ausgeschlossen. Daß diese in offnen Lagen aber gerade die glatten, harten Stämme von Palmen bevorzugen, die auch reichlich mit Flechten besetzt sind, bringt Beccari damit in Verbindung, daß an ihrer Oberfläche die Kondensierung des Wasserdampfes der Luft in stärkerem Maße erfolgt, als an Baumstämmen mit poröser Korkhülle.

Abb. 55.
Vanda tricolor mit weißen als „Saugerwurzeln" ausgebildeten Luftwurzeln.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Die Hauptlebensfrage für Epiphyten besteht in der Beschaffung des Wassers und der Nährstoffe und in genügendem Transpirationsschutz, bzw. in ausreichender Wasserspeicherung. Für die Erwerbung der Nährsalze sind die Epiphyten auf den Staub und Humus angewiesen, der sich auf den Bäumen ablagert und mit den Niederschlägen zugeführt wird. Die Wasserversorgung kann nur aus atmosphärischer Feuchtigkeit geschehen. Beides, die Aneignung des Wassers und der Nährstoffe, hängt eng mit einander zusammen und wird durch dieselben Einrichtungen ermöglicht und erleichtert. Von diesem Gesichtspunkt aus unterscheidet Schimper drei Grundformen: Die Protoepiphyten, die Nestepiphyten und die Zisternepiphyten.

Die Gruppe der Protoepiphyten ist systematisch und ökologisch am wenigsten einheitlich. Sie umfaßt alle Arten, die für ihre Ernährung auf die Rinde und die direkte Zufuhr durch Atmosphärilien angewiesen sind. Ausgeprägter Anpassungen entbehren die Protoepiphyten vielfach. So unterscheiden sich im allgemeinen kleine Farne, die auf feuchter, rissiger Rinde wachsen, wenig oder gar nicht von den des Bodens; sie stehen noch auf der Stufe der Gelegenheitsepiphyten. Auch die meisten epiphytisch lebenden Vertreter aus den Familien der Urtikazeen, Morazeen (außer Ficus), Begoniazeen, Melastomatazeen, Solanazeen, Gesnerazeen, Rubiazeen müssen hierher gerechnet werden. Man findet sie meist nur zwischen andern dicht wachsenden Epiphyten in geräumigeren Astachseln oder auf dicken, wagrechten Ästen, wo sich durch Verwesung und Anwehen in reichlicherer Menge Humus bilden und halten kann. Die

Wurzeln der genannten Pflanzen scheinen sich denn auch nach meinen Beobachtungen in keiner Weise von den der Humuspflanzen des Bodens zu unterscheiden; es sind reich verzweigte Faserwurzeln. Auch das Lichtbedürfnis dieser dikotylen Epiphyten ist wohl kaum höher als das der Bodenbewohner des Waldes. Knollige Wurzel- und Achsenverdickungen kommen bei manchen von ihnen wohl als Hauptanpassung an den Epiphytismus in Betracht.

Abb. 56.
Vogelnestfarn (Asplenium nidus) auf Java. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Ganz anders dagegen verhalten sich die überwiegende Zahl der Orchideen und viele Arazeen. Sie bilden zur Aufnahme des Wassers mit seinen Nährsalzen eigenartig gebaute Wurzeln (Luftwurzeln) aus, die sich entweder der Rinde des Stützbaums dicht anschmiegen oder auch frei in die Luft ragen. Sie sind von sehr hellgrüner, oft sogar weißer Farbe, (Abb. 55), die von dem Luftgehalt eines den eigentlichen Wurzelkörper umhüllenden toten Gewebes herrühren. Die Zellen dieses Gewebemantels, des sogenannten Velamens, stehen durch Löcher in den Wänden miteinander in Verbindung und bilden so einen Kapillarapparat, der jeden auffallenden Wassertropfen wie Fließpapier aufsaugt und den Leitungsbahnen des Zentralstrangs zuführt. Aber

auch den Wasserdampf der Atmosphäre vermögen die Luftwurzeln zu verdichten, da sie infolge ihrer Form eine verhältnismäßig große Oberfläche besitzen und sich deshalb durch Ausstrahlung leicht unter die Lufttemperatur abkühlen. Die mit Luftwurzeln ausgerüsteten Epiphyten können deshalb auch ganz glatte Flächen besiedeln, von denen das Wasser ebenso rasch wie vollständig abfließt.

Die Nestepiphyten sind dadurch gekennzeichnet, daß sie nestartige Nischen oder Hohlräume zum Auffammeln von Humus bilden. Einer der häufigsten Vertreter dieser Gruppe ist der in den gesamten Tropen der alten Welt verbreitete Vogelnestfarn (Asplenium nidus). Haberlandt schildert seine Wuchsform und Lebensweise sehr anschaulich: „Die zahlreichen Blätter, die nach unten zu dicht zusammenschließen, bilden einen großen, seichten Trichter, ein grünes Blätternest, auf dessen Grunde vermoderndes Blattwerk und Zweige, vermischt mit dem hineingewehten Staub und Sand, sich anhäufen und schließlich eine ganz beträchtliche Humusschicht bilden, die die Stammknospe und die noch jungen Blätter bedeckt und so zugleich vor dem Austrocknen schützt. In dieses selbst gesammelte Erdreich wachsen die Wurzeln des Farns hinein und finden hier ebenso reichlich Wasser und Nahrung, als wenn die Pflanze auf dem Boden wüchse. So kann der Farn gewaltige Dimensionen erreichen." (Abb. 21, 54 u. 56).

Bei andern Farnen, wie Drynaria, (Abb. 57), erfolgt eine Arbeitsteilung der Blätter. Die einen sind wenig oder gar nicht geteilt, sondern bilden große, zusammenhängende, von einem starken Nervennetz durchzogne, gelbliche oder braune, etwas bauchige Flächen, die sich mit den Rändern fest übereinander legen und auch dem Stamme des Stützbaums mehr oder weniger dicht anpressen. Goebel hat sie mit einem außerordentlich treffenden Namen als „Nischenblätter" bezeichnet. In den zwischen ihnen und dem Stamm gebildeten nischenförmigen Hohlräumen sammelt sich in derselben Weise wie beim Nestfarn stets feuchter Humus an, in den die Wurzeln der Pflanze hineinwachsen. Die angesammelten Humusmassen sind oft sehr beträchtlich, so daß sich große, an dem Tragast stark vorspringende Polster bilden. Polypodium heracleum hinterläßt an seiner hintren verwitterten Partie einen dicken, von Wurzeln durchzognen Humusstrang. Durch ihn wird der Weg des Epiphyten auf dem Stamm noch lange nach dem Absterben gekennzeichnet, besonders auffällig dann, wenn er in einer Schraubenlinie verlief. Die übrigen Blätter der Drynaria-Arten sind stark zerteilt, grün, stehen aufrecht und dienen, wie jedes normale Farnblatt, der Assimilation und Sporenerzeugung. Ähnliche Nischen bildet der „Hirschhornfarn" (Platycerium), bei dem die grünen Assimilationsblätter herabhängen und nicht fiedrig, sondern mehr in der Form eines Hirschgeweihs zerteilt sind (Abb. 9).

Auch eine Anzahl epiphytischer Asklepiadazeen sind hierher zu rechnen, vor allen die von Vorderindien bis Neu-Guinea und Australien verbreitete Gattung Dischidia. Sie lebt auch in den zeitweilig trocknen Monsunwäldern und klettert bis in die äußersten Zweigspitzen der laublos dastehenden Bäume, gehört also zu den xerophilsten Epiphyten und ist deshalb zu besonders vorsichtigem Wasserverbrauch gezwungen. Bei der nur an den unteren stärkeren Ästen sitzenden D. imbricata sind die Blätter der frei in die Luft hängenden, nur bindfadendünnen Stengel flach, etwas fleischig und etwa fingernagelgroß. An den die Zweigen entlang wachsenden Sprossen aber vergrößern sich die Blätter bis zu Markstückumfang, wölben sich ein wenig und legen sich der Rinde

an. In den so entstehenden Hohlraum wachsen die an den Knoten entspringenden Adventivwurzeln der Pflanze hinein und finden dort stets etwas vor Verdunstung geschützte Feuchtigkeit. Für die genügsame Dischidia reicht diese Ernährung um so eher aus, als die Blattnischen regelmäßig Nester kleiner Ameisen beherbergen, die aus Humus und Exkrementen gebaut sind. — Die Arten, die sich bis an die Peripherie der Bäume wagen, können ihre Blätter den dünnen Zweigen nicht mehr anpressen; dafür treiben sie an gewissen frei hängenden Sprossen die Umwölbung der Blattränder so weit, daß diese miteinander verwachsen können und dann mehrere Zentimeter lange Taschen oder Urnen bilden. In der Nähe des Stielansatzes sind sie mit einer Öffnung versehen, die dem reichverzweigten Adventivwurzelsystem den Eintritt gestattet. Auch diese Blätter fand ich stets mit Kartonnestern von Ameisen ausgebaut. In den Urnen abgestorbner, herabgefallner Pflanzen sind häufig tote Ameisen zu finden, ein Umstand, der wohl die Veranlassung dazu gegeben hat, daß man sie früher als Werkzeuge zum Insektenfang deutete, wie die Kannen von Nepenthes.

Ganz ähnlich wie Dischidia imbricata verhält sich nach von Wettstein die südbrasilianische Orchidee Physosiphon echinanthus, nach Goebel ein von ihm in Buitenzorg beobach-

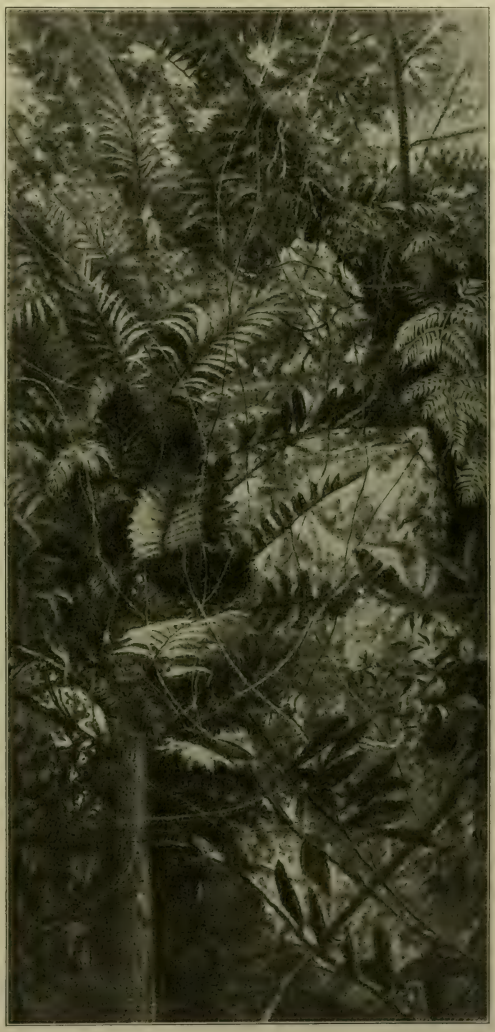


Abb. 57.
Drynaria quercifolia mit Nischenblättern und andre epiphytische Farne. Bindfadendünne Lianen (Borneo). (Nach einer Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

tetes, nicht näher bestimmtes Bolbophyllum aus Borneo. Bei andern, wie Oncidium Limminghii in Venezuela, Sophronitis- und Eria-Arten, sind es nicht die Blätter, die sich der Rinde des Tragbaums anlegen, sondern stark abgeplattete Stengelknollen. Urnen kommen auch bei epiphytischen Farnen vor, ganz ähnlich denen von Dischidia, z. B. bei Polypodium bifrons aus dem Amazonasgebiet. Ob es sich hier ebenfalls um veränderte Blätter handelt, ist allerdings noch die Frage. Von Ameisen sind auch diese Organe, in die der Farn seine Wurzeln hineinschickt, bewohnt.

Zu den Nestepiphyten rechnet man auch einige Orchideen, bei denen das Nest von Wurzeln gebildet wird. Die bekannteste von ihnen ist das auf Java heimische Grammatophyllum speciosum, eine der riesigsten Gestalten dieser formenreichen Familie und wohl einer der größten Vollepiphyten (Abb. 58). Die zahlreichen S-förmig gebognen, etwas hängenden Zweige dieser Pflanze werden mehrere Meter lang, und oft erzeugen sie 50 bis 60 Blütenstände von mehr als 2 m Länge. Zur Ernährung eines solchen Riesengewächses gehören große Mengen anorganischer Salze; und die Pflanze vermag nur dadurch epiphytisch zu leben, daß sie selbst in einem Nest massenhaft Humus ansammelt. Dieses Nest besteht aus zahlreichen schräg aufwärts gerichteten, dünnen, aber steifen Luftwurzeln, die sich mehrmals verzweigen. An den spitzen Wurzelenden spießen sich abfallende Blätter und andre Pflanzenteile auf. Die Regengüsse schwemmen sie immer tiefer in das Wurzelgeflecht hinein. Staub und aus den höheren Teilen des Stützbaums herabgetriebne modernde Stoffe kommen hinzu, und so sammeln sich in dem Nest allmählich beträchtliche Mengen von Humus an, die von den Nährwurzeln der Pflanze durchwuchert werden. Wie ein Kranz legt sich das Nest um den tragenden Stamm herum. An einem Exemplar in Buitenzorg fand Haberlandt den Durchmesser des Kranzes 2,3 m; die Höhe des Wulstes betrug über einen Meter, seine Dicke 80 cm. Wie sehr der im Neste gesammelte Humus zur Ernährung der Pflanze beiträgt, geht aus einer Beobachtung Ridleys in Singapore hervor. An einem mächtigen Stock entfernte er einen Teil der Nestwurzeln, und die von diesen abhängigen Sprosse erzeugten keine Blüten. — Als weitere Nestorchideen werden noch angegeben Cymbidium, Oncidium und mehrere Arten der brasilianischen Gattung Catasetum.

Die Zistern-Epiphyten gehören wohl ausschließlich der amerikanischen Familie der Bromeliazeen an, hauptsächlich den Gattungen Tillandsia, Vriesea, Aechmea und Nidularium. Die schräg aufstehenden, steifen, an der Basis mehr oder minder löffelartig verbreiterten Blätter schließen zusammen, daß sie wie wasserdichte Zisternen den Regen sammeln, größere Formen zuweilen bis zu einem Liter (Abb. 59). Darin kann sich dann ebenfalls Staub und Humus ansammeln, der als Nährunterlage dient. Die Wurzeln solcher Bromeliazeen besitzen fast gar kein weiches Zellgewebe, sondern bestehen nur aus dickwandigen Fasern, so daß sie zähe wie Draht sind. Sie dienen ausschließlich zur Befestigung der Pflanze und spielen bei der Ernährung gar keine Rolle. Die Wasser- und Nährstoffaufnahme geschieht nur durch die Blätter, die zu diesem Zwecke eigne Organe ausbilden: schildförmige, vielzellige Haare, die das Wasser aufsaugen.

Trotz aller eben beschriebnen Einrichtungen, sich das an der Rinde herablaufende Regenwasser und die Feuchtigkeit der Luft nutzbar zu machen, müssen wir die Wasserversorgung der Epiphyten noch als wenig ausgiebig bezeichnen, besonders wenn sie

die höheren Teile der Baumkronen, zumal ihre letzten feinen Auszweigungen, bewohnen. Sie besitzen deshalb zur zweckmäßigen Regelung des Wasserverbrauchs mannigfaltige Sonderanpassungen. Viele schaffen sich für Zeiten der Trockenheit Wasserbehälter, um den Überschuß feuchter Stunden oder Jahreszeiten zu speichern. In jedem Warmhaus kann man an epiphytischen Orchideen die fleischigen, im Innern schleimigen Stammknollen sehen, die hauptsächlich Wasserspeicher darstellen. Doch wird in ihnen während der Vegetationsperiode auch eine Menge von Reservestoffen gestapelt, die nach der Ruhezeit von der sich frisch beblätternden und blühenden Pflanze als Nahrung verbraucht werden. Die Knollen weisen eine ungemein feste Beschaffenheit auf und sind von wechselnder Gestalt und Größe, bei der zentralamerikanischen Peristeria elata z. B. kuglig und manchmal von der Ausdehnung eines Kinderkopfes. Die zylindrischen, vielgliedrigen Knollen des brasilianischen Cyrtopodium werden bis 1 m hoch, wogegen die Knöllchen von Bulbophyllum minutissimum wie kleine Linsen aussehen. Die Knollen entstehen durch Verdickung von Stammgliedern; der auch in der Fachliteratur nicht selten gebrauchte Ausdruck „Blattknollen" ist deshalb falsch.

Abb. 68.
Ficus spec. mit epiphytischen Orchideen (Grammatophyllum speciosum) und Farnen (Singapore). (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Die in ihrem Wachstum an Dischidia erinnernde Asklepiadazee Ceropegia Woodii zeigt an den Knoten der bindfadenstarken, herabhängenden Stengel knollige Anschwellungen von Haselnußgröße, aus denen je ein Blattpaar entspringt (Abb. 60). Hier, wie bei vielen Orchideen dienen die Knollen zugleich der Vermehrung der Pflanze. Auch eine ganze Anzahl Arten der Farngattung Nephrolepis bildet an den

Rhizomen wasserspeichernde Knollen, die ebenfalls zur vegetativen Fortpflanzung benutzt werden. Auch bei manchen Epiphyten der brasilianischen „Ameisengärten", von denen wir noch sprechen werden, beobachtete Ule wasserspeichernde Knollen, so bei den Solanazeen Marckea formicarum und Ectozoma Ulei, der Gesnerazee Codonanthe formicarum.

Sehr merkwürdig sind die großen, braunen, glatten oder stachligen Stammknollen der im malaischen Gebiet heimischen Myrmecodia und Hydnophytum, die fast überall in botanischen Gärten kultiviert werden (Abb. 61). Durchschneidet man eine ausgebildete Knolle, so findet man sie gangartig von Hohlräumen durchzogen, die am natürlichen Standort der Pflanzen stets von Ameisen bewohnt werden. Noch Beccari, der während eines mehrjährigen Aufenthalts in Borneo diese Pflanzen sorgfältig beobachtete, war der Ansicht ihrer ersten Entdecker, daß die Gänge von den Ameisen hergestellt würden. Später hat Treub gefunden, daß sich die Hohlräume auch bei ameisenfrei gezognen Myrmecodien bilden, und man hat sie deshalb mit klimatischen Verhältnissen des Standorts in Verbindung gebracht. Karsten hatte zuerst angenommen, daß sie eine Rolle bei der Wasserversorgung ihrer Besitzer spielen. Er glaubte, daß durch die täglichen Temperaturschwankungen in den mit Wasserdampf gesättigten Hohlräumen sich Kondensationswasser niederschlage, das durch die Lentizellen aufgenommen würde, zugleich mit ihm die aus dem Ameisenkot gelösten Stoffe. Nach den im Warmhaus angestellten Versuchen von Rettig kann Kondensationswasser keine Rolle spielen, da die Temperaturschwankungen im Innern der Knollen zu seiner Bildung nicht groß und plötzlich genug seien. Es handelt sich vielmehr um flüssiges Wasser, das durch die nach außen führenden Mündungslöcher der Gänge aufgenommen wird. In dem Wasser können natürlich Exkremente der Ameisen, auch eingeschleppte anorganische Stoffe gelöst und von den Zellen mit aufgesaugt werden. Daß dies aber für das Gedeihen der Pflanzen nicht wesentlich ist, zeigen die Fälle, in denen Myrmecodien viele Jahre ohne Ameisenbewohnung aushielten. Die mächtigen Knollen zur Wasserspeicherung sind diesen Rubiazeen deshalb nötig, weil sie sonnenliebende Epiphyten sind, (Abb. 62), ja selbst auf trockenes Gestein übergehen.

Abb. 59.
Nidularium fulgens, Zisternepiphyt aus der Familie der Bromeliazeen.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Die knollige Anschwellung der Keimlinge mancher in der Jugend epiphytischen Ficus-Arten sind schon erwähnt worden; ebenso die Tatsache, daß Knollenbildung bei den sonst wenig veränderten Epiphyten einiger dikotyler Familien als Hauptanpassung an den Epiphytismus auftritt. In Amani fand ich perlschnurartige Aufreihungen faustdicker Knollen an den nur etwa federkielstarken Wurzeln von Medinilla Engleri. Bei einzelnen Polypodium-Arten dient als Wasserspeicher der an den Baumstämmen hinkriechende, sehr fleischige Farnstamm, der bei P. heracleum eine Dicke von 5 bis 6 cm erreichen kann.

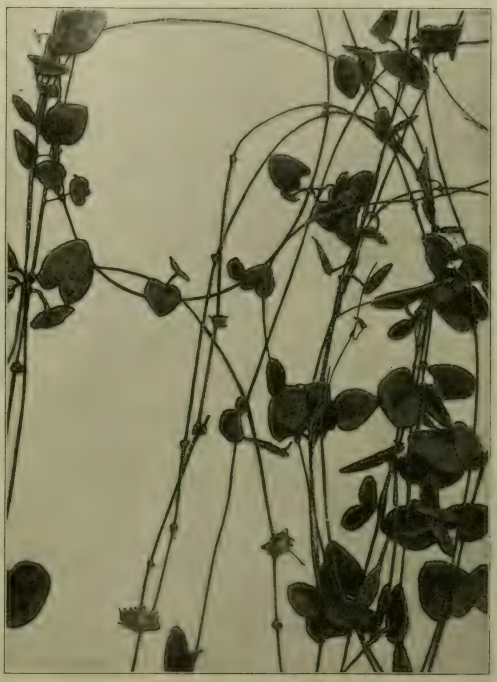


Abb. 60.
Ceropegia Woodii (Südafrika), knollenbildender Epiphyt.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Nicht in allen Fällen aber ist solche Arbeitsteilung durchgeführt. Als Wasserspeicher funktionieren häufig die Organe der Pflanze, die das Wasser hauptsächlich auch verbrauchen: die Blätter; so bei den eben beschriebnen, außerdem durch Nestbildung ausgezeichneten Dischidia-Arten, den auch Knollen tragenden Ceropegien und bei andern epiphytischen Asklepiadazeen, wie Hoya. Die Blätter sind bei ihnen infolge reichlicher Ausbildung von „Wassergewebe" fleischig. Dasselbe finden wir bei manchen Orchideen und holzigen Epiphyten und selbst bei einigen Farnen, die sich doch gewöhnlich durch sehr dünne Blätter auszeichnen. Es sind solche Formen, die sich an den trockensten, dem Sonnenbrand am meisten ausgesetzten Stellen der Baumkronen ansiedeln, wie Drymoglossum nummularifolium und piloselloides, deren lange dünne Stengel noch an den feinsten Auszweigungen der Äste hinkriechen. Bei Wassermangel vertragen die Blätter dieser Arten sehr starkes Austrocknen und Einschrumpfen, bei einsetzendem Regen werden sie rasch wieder prall. Die baumbewohnenden Kakteen verhalten sich nicht anders als die in der Erde wurzelnden Glieder dieser Familie, die ja ebenfalls xerophil sind und, wie bekannt, fleischige Stämme entwickeln.

Aber trotz aller eben geschilderten Einrichtungen zur Aufnahme und Bewahrung des Wassers können die Epiphyten nicht verschwenderisch mit diesem walten. Bei der

überwiegenden Mehrzahl ist deshalb für ausreichenden Verdunstungsschutz Sorge getragen. Es finden sich hier die meisten der Mittel verwendet, deren sich die Natur auch sonst zu diesem Zweck bedient. Wo nicht eine Verkleinerung der Blattflächen eingetreten ist, hat starke Kutinisierung, Wachsbereifung, Einsenkung der Spaltöffnungen, in seltneren Fällen Behaarung oder Bedeckung mit Spreuschuppen (Farne) Platz gegriffen. Daß die epiphytischen Kakteen der Blätter entbehren, ist nicht wunderbar; mehr fällt es bei einzelnen Orchideen auf. Das schon erwähnte Bulbophyllum minutissimum und das nahe verwandte B. Odoardi, beide auf Borneo heimisch, die kleinsten aller bekannten Orchideen, stellen nur unscheinbare, auf der Baumrinde hinkriechende Ketten kaum erbsengroßer Knöpfchen dar. Diese werden, wie schon erwähnt, von Stengelknollen gebildet und tragen bei der letztgenannten Art noch ein kleines, flaches Blättchen; bei erstem weisen sie nur eine winzige Höhlung auf, die die Spaltöffnungen beherbergt. Noch merkwürdiger verhalten sich das dem malaiischen Gebiet angehörige Taeniophyllum Zollingeri und die westindische Gattung Polyrrhiza. Die ganze Pflanze besteht hier fast nur aus Luftwurzeln, die die oben beschriebne Eigenart der Orchideen-Luftwurzeln besitzen, aber nicht weiß, sondern grün erscheinen. Denn sie müssen bei diesen Pflänzchen auch die Assimilationsarbeit übernehmen, da die Blätter auf winzige Schüppchen des kaum wahrnehmbaren Stämmchens zurückgebildet sind oder ganz fehlen.

Abb. 61.
Myrmecodia echinata (malaiisches Gebiet) mit Knollenstamm.
(Aufnahme von Dr. H. Retmann.)

Wie schon erwähnt, beschränkt sich die Epiphytenvegetation des tropischen Urwaldes nicht auf die Stämme und Äste der Bäume, sondern greift sogar auf die Blätter über; man spricht in diesem Falle von Epiphyllen. Fritz Müller berichtet, daß er in Brasilien eine kleine Orchidee (Pnymatidium delicatulum) in voller Blüte auf einem Blatte wachsend fand. In dem regenreichen Klima der Westseite des Kamerungebirges beobachtete ich wenigemale dasselbe. Auch Farne wachsen selten auf Blättern, häufiger schon Laubmoose, doch nur in sehr feuchten Gebieten. Die Hauptmenge der größeren Epiphyllen entstammt den Lebermoosen und zwar der einen

Gruppe der akrogynen Jungermannieen. Besonders häufig begegnet man Radula-, vor allen aber Lejeunia-Arten. Unter den zahlreichen epiphyllischen Algen nehmen die Chroolepideen die erste Stelle ein. Außerordentlich verbreitet sind Flechten. Die an ihnen beteiligten Algen sind ebenfalls Chroolepideen.

Möglich wird die Ansiedlung dieser Organismen auf Blättern nach Busse unter folgenden Verhältnissen. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft darf einen gewissen Grad nicht unterschreiten. In höheren Lagen werden durch starke Nebel und reichlichen Taufall besonders günstige Bedingungen für Epiphyllen geschaffen. Busse fand, während in der Ebene vorwiegend glatte und ledrige Blätter besetzt sind, in höheren Lagen häufig auch rauhflächige befallen. Beccari macht für das verschiedne Verhalten der Blätter gegen die Epiphyllen denselben Umstand verantwortlich, wie für das Auftreten von Epiphyten an glatten Palmenstämmen: Glatte, ledrige Blätter verdichten den Wasserdampf der Luft in höherem Maße als weiche und rauhe. Wo diese jedoch durch tropfbar flüssiges Wasser, wie bei Nebel, benetzt werden, treten wohl Epiphyllen an ihnen auf. Dicht behaarte Blätter sind nach Busse

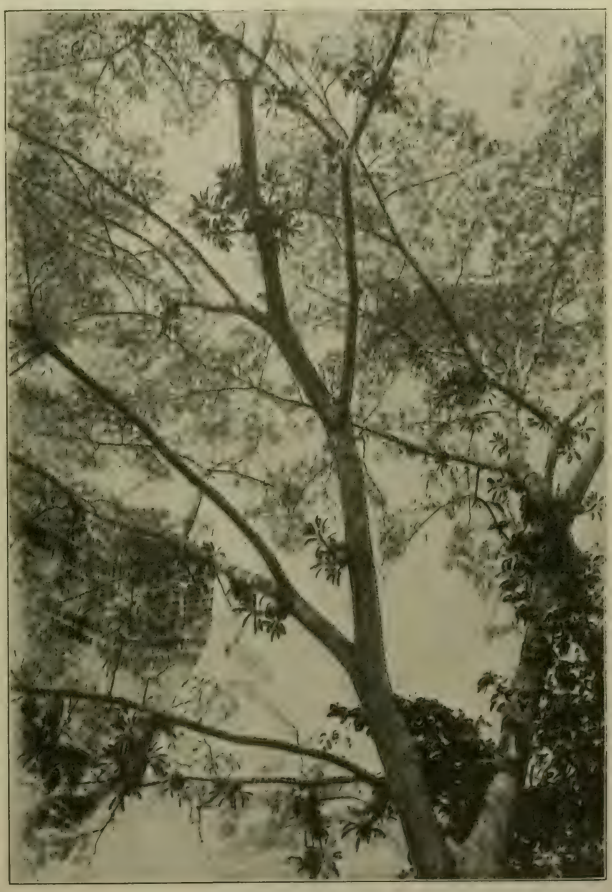


Abb. 62.
Myrmecodia echinata (malaiisches Gebiet), epiphytische Ameisenpflanze, sehr lichte Bäume bewohnend. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

aber stets frei. Schatten befördert die Besiedlung, weil sich auf beschatteten Blättern die erforderliche Feuchtigkeit länger hält als auf besonnten. Starke Regengüsse spülen von ungeschützten Blättern Sporen und sonstige Fortpflanzungskörper herab. Aus den beiden letzten Gründen findet man an freistehenden Bäumen häufig sämtliche äußeren Blätter epiphyllenfrei, während nach dem Innern der Krone zu der Befall mit dem Maße des Schutzes zunimmt, den die Blätter genießen. Da der Besiedlungsvorgang Zeit in Anspruch nimmt, bleiben die Holzgewächse mit jährlichem Laubfall und die einjährigen Kräuter fast stets verschont; an den übrigen Gewächsen die Blätter des letzten Jahrestriebes, weil die Oberfläche junger Blätter, wie schon angeführt, wenig benetzbar ist. Benetzbarkeit der Blattoberfläche ist für das Festsetzen von Epiphyllen aber unerläßlich. Eine große Rolle für die Besiedlung spielt natürlich die Lage des Blattes im Raum; je mehr sie sich der Horizontalen nähert, um so leichter wird das Blatt befallen, weil sich Wasser länger auf ihm hält.

Die Hauptanpassung der Epiphyllen an ihre Lebensweise liegt in ihren Haftorganen. Alle Lebermoospflanzen halten sich an dem Blatt mit zahlreichen Rhizoiden fest, die Keimlinge, die dem Abspülen durch Regen besonders ausgesetzt sind, bilden Haftscheiben aus. Auch bei den epiphyllen Algen der verschiedensten Verwandtschaft kehrt Scheibenform des Vegetationskörpers wieder, eine Form, die ein festes Anhaften an der Unterlage schon deshalb ermöglicht, weil sie eine große Fläche des Epiphyten mit ihr in Berührung bringt. Noch fester wird die Vereinigung durch Schleimabsonderung. Bei den Lebermoosen entsteht an den oft umfangreichen Haftscheiben erst später die beblätterte Pflanze. Die der vegetativen Vermehrung dienenden Brutknospen treten ebenfalls als scheibenförmige Gebilde auf, die nicht selten noch besondre Haftorgane entwickeln. Die Brutknospen von Radula Hedingeri und R. tjibodensis z. B. bringen vor der neuen beblätterten Pflanze erst einen flachen, thallusartigen Sproß hervor, an dem jene dann entsteht. Immer also das Bestreben, Flächen zu erzeugen, die mit der glatten Unterlage in Berührung treten! Diesem Zweck dienen auch die „Hapteren" der epiphyllischen Laubmoose. Goebel schildert aus Java ein nicht näher bestimmtes, vermutlich zur Gattung Solmsiella gehöriges Moos, das sein ganzes Leben lang keinen anderen Vegetationskörper bildet als den bei der Keimung der Spore entstandenen „Vorkeim". Er trägt auf dem Rücken blattartige Auswüchse, die als Assimilationsorgane zu deuten sind. Zu beiden Seiten der Protonemastränge treten kurze, flache Sprossungen auf, Hapteren, die sich der Unterlage dicht anschmiegen und als Haftorgane dienen. Die Brutknospen sind hier nicht scheibenförmig, sondern rundlich, tragen dafür aber an ihrem schwereren, stets nach unten fallenden Ende zwei ankerförmige Auszweigungen, die sie auf behaarten Blattflächen, in epiphyllischen Moosrasen oder im Vorkeimgeflecht der eignen Mutterpflanze festheften können.

Jungner hatte die Epiphyllen als Schmarotzer bezeichnet. Spätere Beobachter sahen darin ein Mißverständnis. In neurer Zeit jedoch glaubt Fitting festgestellt zu haben, daß eine Anzahl epiphyllischer Flechten wirklich Parasiten sind, die sich nicht lediglich auf der Blattoberfläche festsetzen. Manche lösen die Kutikula ab, um auf den Epidermisaußenwänden Fuß zu fassen, andre dringen noch tiefer in das Blattgewebe vor. Die angegriffnen Partieen gehen zugrunde, nachdem sie sich zuweilen gegen das

lebende Nachbargewebe durch Wundkork abgegrenzt haben. Auf diese Weise kann bei der enormen Menge von epiphyllischen Algen und Flechten wohl eine Schädigung der Blätter eintreten. Die Ansiedlungsbedingungen dieser halb oder voll parasitischen Formen dürften andre sein als die der rein epiphytischen. Gewisse Wirtspflanzen werden von ihnen bevorzugt. So fand Fitting in Buitenzorg Sapindazeen und Meliazeen besonders stark befallen. Zur Erklärung dieser Tatsache reichen die von Busse angegebnen Umstände nicht aus.

3. Parasitismus.

Ohne Frage, „biotisch" ist die zwischen Lebewesen herrschende Beziehung des „Parasitismus". Das eine wird dabei vollständig abhängig von einem andern, dem es — je nach dem Grad des Parasitismus — organische Nährsubstanz oder nur Wasser entzieht. Und die Einstellung aufeinander geht so weit, daß wenigstens die Vollparasiten auf eine oder wenige nahe verwandte Wirtspflanzen angewiesen sind. Man spricht in diesem Falle von stenotopen Parasiten; die, welche Wirte verschiedner Art ausnützen können, heißen eurytop.

Die stammesgeschichtliche Entwicklung des Parasitismus ist wohl zwei Wege gegangen. Den über den Epiphytismus haben die niederen Pflanzen wie Pilze eingeschlagen. Wir hatten schon gesehen, daß Fitting bei der epiphyllen Algenvegetation Übergänge zwischen Epiphyten und Parasiten festgestellt hat. Die Gründe für das Eindringen des Epiphyten in das Gewebe der Wirtspflanze mittels Senker oder Haustorien waren bessere Befestigung, vor allem aber Wasserversorgung. Haberlandt macht darauf aufmerksam, daß er in Buitenzorg weniger parasitische Blattpilze gefunden habe als in Europa, obgleich dort epiphytische Formen so häufig mit ihrem Myzel die älteren Blätter bedecken. „Erst bei der Ausbreitung über Landstriche mit trocknerem Klima wurden Anpassungen nötig, die mit der erschwerten Wasseraufnahme in engstem Zusammenhang standen. Die Hyphen flüchteten sich von den trocknen Blattflächen durch die Spaltöffnungen in die feuchten Interzellularräume hinein, oder sie trieben direkt von ihren Haftscheiben aus Saugfortsätze in das Innere des Blattes. Hand in Hand damit ging aber auch das Bedürfnis, ihm organische Nährstoffe zu entziehen. Denn mit der zunehmenden Trockenheit des Klimas verringerte sich auch die Zahl der grünen Blattepiphyten und damit die Menge des von ihren abgestorbnen Teilen gebildeten Nährsubstrats." Eingehendere Untersuchungen über das Mengenverhältnis parasitischer Pilze in verschiednen Klimaten sind bisher kaum angestellt worden. Auch die zweigbewohnenden Halbparasiten* aus der Familie der Loranthazeen sind wohl aus Epiphyten hervorgegangen. Durch Unterdrückung der Blätter konnten sie gar zu Vollparasiten werden, wie wir es bei dem amerikanischen, Kakteen bewohnenden Phrygilanthus aphyllus sehen. Dagegen haben sich die wurzelschmarotzenden Pflanzen wohl aus Saprophyten, d. h. Fäulnisbewohnern, herausgebildet. Diese nehmen völlig fertige Nahrung aus modernden organischen Stoffen auf und können daher der assimilierenden grünen Blätter entbehren. Ihre Wurzeln breiten sich nicht weit im Boden aus. Über die Entstehung der Saprophyten wieder aus

* Übrigens glaube ich nach Untersuchungen, die ich im vergangenen Sommer angestellt habe, daß die grünen Loranthazeen nicht reine Halbparasiten sind, sondern dem Wirt auch organische Substanz entziehen.

grünen Pflanzen sagt Beccari: „Den Kampf um Raum und Licht am Waldboden hat eine Reihe von Pflanzen dadurch gewonnen, daß sie des Lichts entbehren konnten und ihr Wurzelsystem einschränkten."

Der Parasitismus der höheren Pflanzen ist zwar nicht in dem Maße auf die Tropen beschränkt wie die Stützhilfe und der Epiphytismus. Doch begegnen uns gerade die durchgehend oder überwiegend parasitischen Pflanzenfamilien, deren Vertreter zugleich in äußerstem Grade Parasiten sind, in der heißen Zone. Den Grund dafür kann man in ihrer eben angenommenen stammesgeschichtlichen Entwicklung sehen: ihr einer Vorläufer, die Epiphyten, sind hauptsächlich tropisch; und der Saprophytismus, die Vorstufe der Wurzelparasiten, fand, wenn wir uns Beccaris Erklärung an-

Abb. 63.
Rafflesia Arnoldi, eine auf Wurzeln schmarotzende Pflanze aus den Urwäldern Sumatras.
(Nach dem Original von R. Brown, gezeichnet von R. Oeffinger.)

schließen, auf dem Boden des tropischen Urwaldes am besten seine Entstehungsbedingungen. In der Tat gibt es in den Tropen weit mehr phanerogame Saprophyten als bei uns. Wir haben in unsrer Flora nur wenige saprophytische Orchideen und den Fichtenspargel. Dagegen leben in Java allein etwa 17 Orchideenarten aus 10 Gattungen als Humusbewohner. Ganz saprophytisch ist die Familie der Triuridazeen, zum großen Teil sind es die Burmanniazeen, ferner einzelne Vertreter der Polygalazeen und Gentianazeen. Aus Westindien und Brasilien nennt Johow 13 saprophytische Arten aus 8 Gattungen.

Die auch in den gemäßigten Zonen durch mehrere Arten vertretne, für manche Kulturpflanzen so schädliche Seide (Cuscuta) hat in den Tropen einen Doppelgänger aus einer weit entfernten Familie: die Laurazee Cassytha. Sie schmarotzt auf den verschiedensten Gewächsen und überzieht niedrige Gesträuche oft dicht wie ein Netz. In ihrem Äußern gleicht sie vollkommen der Seide, deren Lebensweise sie in den Hauptzügen auch

teilt. Wie jene keimt sie im Erdboden und windet dann ihre fadenförmigen, blattlosen Stengel um die Nährpflanze, in unregelmäßigen Abständen Saugwarzen treibend. Ist sie auf diese Weise befähigt, aus den Geweben ihrer Wirtspflanze ihre Nahrung zu beziehen, so wird durch Absterben der untersten Stengelteile der Zusammenhang mit dem Boden aufgehoben, und die Pflanze stellt einen Parasiten und Kletterer zugleich dar.

Die in allen ihren Gliedern parasitische Familie der Kolbenschosser (Balanophorazeen) ist mit einer Ausnahme auf die Tropen beschränkt. Alle sind Wurzelschmarotzer. In ihrem Aussehen erinnern sie an die Phalloideen unter den Pilzen. Die fleischigen, schuppige Niederblätter tragenden Blütenstände entspringen einer Knolle, die den Wurzeln der Wirtspflanze aufsitzt. Aus einem wachsartigen Körper, den sie enthalten, dem Balanophorin, verfertigen die Eingebornen verschiedner Tropenländer Kerzen.

Eine der eigentümlichsten Pflanzenfamilien sind die Rafflesiazeen. Die Entartung infolge ihrer schmarotzenden Lebensweise geht so weit, daß ihr Vegetationskörper nur aus pilzfädenähnlichen Gebilden besteht, die zwischen Rinde und Holz der Wirtspflanzen hinwuchern. Aus ihnen entwickelt sich dann ein sehr kurzer, mit Niederblättern besetzter Sproß, der oft mit einer riesenhaften Blüte abschließt (Abb. 63). So besitzt die auf Sumatra heimische Rafflesia Arnoldi die größten überhaupt bekannten Blüten, die bis 1 m Durchmesser und 5—8 kg Gewicht erreichen. Sie sind trübrot gefärbt und verbreiten einen starken Aasgeruch, der Schwärme von Fliegen anlockt. Blume will Eiablage dieser Tiere in der Blüte beobachtet haben. Dieser Insektenbesuch kann jedenfalls die Bestäubung vermitteln. Früchte von Rafflesia-Arten sind aber selten gefunden worden. Sie stellen große Beeren dar; die Samen werden von Tieren, die in die breiige Fruchtmasse treten, an die Wurzeln der Nährpflanzen — Cissus-Arten — gebracht. Andre Rafflesiazeen schmarotzen an Baumzweigen oder Lianen und bringen genießbare Beerenfrüchte hervor, deren Samen in derselben Weise Verbreitung finden wie die vieler Epiphyten. — Auch diese Familie ist vorwiegend tropisch, hat aber einige Vertreter auch in höheren Breiten. Den Rafflesiazeen nahe steht die kleine Familie der Hydnorazeen in Afrika und Südamerika.

Ganz anders verhält sich die mehr als 500 Arten umfassende Familie der Loranthazeen (Abb. 64), die mit wenigen Ausnahmen, wie der bei uns weit verbreiteten Mistel (Viscum album) und der südeuropäischen Riemenmistel (Loranthus europaeus), fast ausschließlich den Tropen angehört. Die Gattung Loranthus ist die größte der Familie. Wenige Loranthazeen wurzeln, ganz selbständig lebend, im Boden. Doch auch die übrigen, parasitischen, entziehen den Wirtspflanzen keine zubereiteten Nahrungssäfte, sondern lediglich Wasser (?), weshalb man sie auch „Wasserparasiten“ nennt. Die in das Gewebe der Wirte getriebnen, sehr mannigfaltig ausgebildeten Saugorgane enthalten daher nur Holzgefäße zur Leitung des nährsalzerfüllten Wassers, aber keine Siebröhren. Die Loranthazeen besitzen grüne Blätter und assimilieren selbst; sie müssen als Halbparasiten gelten. In den meisten Fällen schädigen sie, selbst in großen Mengen auftretend, die Wirtspflanze wohl kaum. Ich habe sie sogar unter Verhältnissen getroffen, welche die Frage nahe legten, ob sie nicht sogar zur Ernährung des Wirtes mit beitrügen, was auch Körnicke vermutet. Nach eignen neueren Untersuchungen ist dagegen F. Arens geneigt, doch eine Entziehung zubereiteter Nährstoffe anzunehmen. Er bestätigt das Fehlen von Siebröhren in den Haustorien, fand aber,

daß ihre Zellen bei Viscum album größere osmotische Kraft besitzen als diedes Wirts, so daß sie aus ihnen auf endosmotischem Wege organische Stoffe aufnehmen könnten.

Wohl bei allen Arten der Familie sind die Blätter mehr oder weniger dickfleischig, ledrig, bei einigen auch mit Haarfilz bekleidet: Einrichtungen des Verdunstungsschutzes, die bei der gleichzeitig epiphytischen Wohnweise dieser Pflanzen erklärlich sind. Die im Erdboden wurzelnden Arten, wie Macrosolen Beccarii in Borneo, die Gattungen Nuytsia in Australien und Gaiadendron in Amerika, besitzen dünne Blattspreiten. Die beerenartigen Früchte der Loranthazeen, die von Vögeln gefressen und verschleppt werden, sind zur Verbreitung von Baum zu Baum geeignet. Zur Befestigung der Samen an der Zweigrinde dient eine klebrige, als Viszin bezeichnete Masse. Früher nahm man an, daß die Samen, um zu keimen, durch den Vogelmagen gegangen sein müßten. Nötig ist das nicht, förderlich für die Weiterentwicklung des Keimlings aber scheint es zu sein.

Abb. 64.
Loranthus spec. (Ostafrika), auf Bäumen schmarotzend.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Obwohl die Loranthazeen den Wirtspflanzen das Wasser entnehmen, finden sie sich nicht nur auf hygrophilen Gehölzen mit reichlicher Durchströmung, sondern sehr häufig auch gerade auf Xerophyten. Auch Sukkulenten, wie Euphorbia tirucalli, werden von ihnen bewohnt. Auf Monokotylen und Koniferen hat man sie ebenfalls gefunden. In Menge werden oft die Fruchtbäume der Eingebornen-Dörfer und verlassne Kaffeepflanzungen besiedelt, in denen sich mit Vorliebe die Vögel aufhalten, die die Verbreitung der Loranthazeensamen besorgen. In den lichten Baumbeständen der Dorfgärten finden diese auch die günstigsten Keimungsbedingungen, zu denen nach Wiesners

Untersuchungen das Licht gehört. Auch andre Bäume, die in lichten Beständen bei Siedlungen wachsen (Ceiba, Ficus, Hibiscus) sind meist stark befallen.

Als Halbparasiten unterliegen die Loranthazeen keiner starken Artanpassung; sie sind in hohem Maße eurytop. Loranthus Exocarpi in Australien lebt nicht nur auf Arten der Santalazeen-Gattung, der er seinen Namen verdankt, sondern auch auf Casuarina, Acacia, Prunus, Hymenanthera und auf Loranthus pendulus. Überhaupt ist das Befallen von Vertretern der eignen Familie nicht selten.

Abb. 65.
Akazien-Dornbusch (Ostafrika). (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Körnicke fand Loranthus-Keimlinge auf Viscum articulatum und dieses selbst wieder auf Loranthus pentandrus. Auch die eigne Art wird bewohnt, so Viscum articulatum von Viscum articulatum. Selbst auf Blättern vermögen die Loranthazeen sich zu entwickeln. In Buitenzorg sah Körnicke, daß ein Loranthus, der einen Juniperusstrauch bewohnte, auf eine dem Juniperus epiphytisch aufsitzende Orchidee überging, mit deren Blätter und Luftwurzeln er durch Senker in Verbindung trat. Derselbe Beobachter berichtet, daß der Blattstiel einer Myrmecodia, Cordyline-Blätter und Loranthazeenblätter selbst mit Keimlingen besetzt von ihm gefunden wurden. Es ist allerdings kaum anzunehmen, daß selbst auf vieljährigen Blättern der Schmarotzer eine normale Entwicklung nehmen werde. Man erkennt daran aber die hohe Keimfähigkeit der Loranthazeensamen, die sicher zu den Ursachen der Häufigkeit und weiten Verbreitung dieser Pflanzen gehört. Ebenso sind die ausgewachsnen

Stöcke sehr lebenszäh. Wenn z. B. von einer heruntergerissnen Pflanze auch nur ein Haustorium mit einem Wurzelstückchen stehen bleibt, so wächst es durch Adventivsprosse zu einer neuen Pflanze heran.

Im Gegensatz zu unsrer Mistel, deren Wurzeln innerhalb der Rinde des Wirtes wachsen, verlaufen sie bei den tropischen Loranthus-Arten auf der Rinde und senden Saugfortsätze (Haustorien) ins Holz. Ob dieses Verhalten durch die in den Tropen stets feuchte Luft möglich wird, erscheint mir zweifelhaft; denn in den Steppen herrscht oft große Lufttrockenheit. Die tropischen Viscum-Arten befestigen sich nach meiner Erinnerung ebenso wie ihre europäische Verwandte. Die Wurzelungsweise scheint eher ein systematisches Merkmal zu bilden. Bemerkenswert ist die Art, wie die oberflächlichen Rindenwurzeln der Loranthus-Arten stets neue, neben einander gelegne Wasserleitungsbahnen des Wirtes anzapfen. Wenn die Wurzel eine bestimmte Länge erreicht hat, so stirbt sie ab. Dafür wächst nach kurzer Zeit seitlich sympodial eine neue aus. Auf diese Weise können so zahlreiche Wurzeln entstehen, daß der Nährast ganz umwuchert wird.

Auch die nahe verwandte Familie der Santalazeen enthält grüne Halbparasiten, die teils auf Baumzweigen leben (Henslowia, Phacellaria), teils den Wurzeln andrer Pflanzen vermittelst Haustorien aufsitzen (Osyris, Santalum, Comandra, Arjona, Quinchamalium).

b) Zoobiotische Faktoren.

Viel schärfer als bei der Abhängigkeit der Pflanzen unter einander treten die Beziehungen in der Lebensgemeinschaft zwischen Pflanzen und Tieren zutage. Es kann sich dabei um einen gegenseitigen oder um einen einseitigen Vorteil handeln. In erstem Falle sprechen wir von Symbiose im strengen Sinne, auch von mutueller Symbiose. Hat nur einer der Symbionten von dem Zusammenleben einen Vorteil, der andre dadurch Schaden, so befinden sie sich in antagonistischer Symbiose, was gleichbedeutend ist mit Parasitismus. Wenn nur einer der beiden Symbionten aus der Lebensgemeinschaft Vorteile zieht, der andre durch sie aber in der Regel keinen Nachteil erleidet — wie bei der Stützhilfe und dem Epiphytismus unter den Pflanzen —, könnte man von alternistischer Symbiose sprechen.

1. Tierische Schädlinge.

Tiere, die an Pflanzen schmarotzen, pflegen wir als Schädlinge zu bezeichnen. Tierische Schädlinge der Vegetation gibt es auch in unsern Breiten reichlich, wie jeder Feld- und Gartenbesitzer nur zu gut weiß; und die Beschädigungen der Pflanzenwelt durch Tiere sind in den Tropen nicht gerade besondrer Art. Dennoch kommen dort einige Verhältnisse zur Geltung, die eigne Gesichtspunkte für die Schädlingsfrage bieten. Das sind hauptsächlich das Auftreten starker Herden von Weidetieren in den z. T. pflanzenarmen Steppengebieten; ferner die größere Regenerationskraft der Vegetation im gleichmäßig feuchtwarmen Tropenklima; schließlich die starke Mischung der Pflanzenarten, besonders in den Regenwäldern.

Der Reichtum der Wüsten und Steppen an dornigen und stachligen Pflanzen ist bekannt (Abb. 65, 66, 67, 70, 71). Seit langem wird solche Bewehrung als Schutzmittel gegen Tierfraß aufgefaßt. Als Beweis dafür sieht man den Umstand an, daß

Dornen und Stacheln gerade überall da auftreten, wo die Pflanze am dringendsten dieses Schutzes bedarf. Baumarten von Pirus und Prunus sind nur in der Jugend bewehrt, so lange das Laub von Weidetieren erreicht werden kann. Die Dornen der Schlehe, des Weißdorns und andrer strauchig bleibender Arten kommen auch später zur Entwicklung. Bei den Rosen und Brombeeren findet sich besonders starke Bewehrung an den jungen Trieben, die den Schutz am meisten brauchen.

Nicht alle Wüsten- und Steppengewächse erfreuen sich dieser Wehr. Eine Reihe, vor allen die Gräser, bedarf ihrer nicht, da ihr andre Mittel gegen Vernichtung durch Tierfraß zu Gebote stehen: hauptsächlich die Fähigkeit, durch kräftige Sproßbildung den Schaden schnell zu ersetzen. Andrerseits schützen Stacheln und Dornen nicht unbedingt. Es gibt Tiere mit Gegenanpassungen. Jeder weiß, daß die hartmäuligen Esel mit Vorliebe dornige Pflanzen fressen. Gegen die Mehrzahl weidender Tiere sind solche aber doch geschützt. Fast nie stachellos sind die saftreichen Stammsukkulenten, in der neuen Welt die Kakteen (Abb. 67), in der alten eine große Zahl Euphorbia-Arten. Doch spielen die Stacheln hier außer als Schutzmittel gegen Tierfraß wohl noch eine andre Rolle, wie später zu zeigen.

Abb. 66.
Acacia zanzibarica (Ostafrika). Die weißen Stacheln sind umgewandelte Nebenblätter; häufig schwellen sie am Grunde kuglig an und dienen dann als Ameisenwohnung. (Aufnahme von Dr. F. Stellwaag.)

Wie diese Pflanzen, so gehören viele Mitglieder einiger besonders durch Stachelbildung ausgezeichneten Familien gerade den Wüsten- und Steppengebieten an, z. B. Akanthazeen und Mimosoiden (Abb. 66). Ihnen schließt sich an die Leguminosengattung Astragalus, die allerdings zum größten Teil außerhalb der Tropen entwickelt ist; ferner die Kapparidazeen, die Rhamazeen, die Gattung Asparagus und viele andre. Diese Häufung bewehrter Pflanzengestalten verleiht den offnen Formationen einen sehr eigenartigen Zug, der besonders aufdringlich da hervortritt, wo auf nährstoffarmen und trocknen Böden fast nur Stachelpflanzen wachsen: im Dornwald und Dornbusch (Abb. 65). Solche Gewächse sind meist sehr genügsam und besitzen keine große Regenerationskraft. Aus diesem Grunde, und weil in jenen Formationen

Weidepflanzen fast gar nicht vorkommen, müssen sie außergewöhnlich gegen Fraßangriffe geschützt sein.

Neben diesen äußeren Abwehrmitteln werden sicher manche chemischen Bestandteile des Pflanzenkörpers diesen vor tierischen Angriffen bewahren, sei es durch widerlichen Geruch oder Geschmack, sei es durch Giftwirkung. Milchsaft, Blausäure, Harze, ätherische Öle wird man dahin rechnen können. Auch die „Raphiden", kleine Kristallnadeln oxalsauren Kalkes, die in manchen Pflanzenteilen massenhaft enthalten sind, sollen Fresser abschrecken. Wie weit die Wirksamkeit dieser Mittel reicht, wird noch

Abb. 67.
Echinocactus grandis, Yucca spec. bei Tehuacan (Mexiko). (Aufnahme von Prof. Dr. H. Schenck.)

durch zahlreiche Untersuchungen festzustellen sein. Einzelne Beobachtungen, wie sie Stahl und seine Schüler im Laboratorium angestellt haben, darf man nicht verallgemeinern. Es gibt Tiere, die an Milchsaft geradezu Gefallen finden. Treub hat sogar gefunden, daß die äußerst giftige Blausäure auf manche Tiere anziehend, statt abschreckend wirkt.

Zunächst werden bei der Schädlingsfrage in den Tropen aber einige Vorfragen zu erledigen sein: Bedarf die tropische Vegetation, zumal des immergrünen Regenwaldes überhaupt in größerem Maße der Schutzmittel gegen Tierfraß, besonders gegen Verheerungen durch Kleintiere? Gleicht hier die kräftige Regenerationsfähigkeit nicht viele Schäden aus? Kommen größere Schädigungen überhaupt vor? Ist nicht die starke Mischung der Arten eine Schutzmaßregel gegen sie? Oder wird diese dadurch

hinfällig, daß mit ihr ein Überwiegen der Allesfresser zusammengeht? Alle diese Fragen müßten erst durch rein statistische Feststellungen beantwortet werden. Dann könnte man ein Urteil darüber gewinnen, ob ein Mittel, das im einzelnen Fall und unter besondren Versuchsverhältnissen gegen Tierfraß schützt, in der Natur überhaupt nötig, also als Anpassung erworben ist.

2. „Tierfressende" Pflanzen.

Das parasitische Verhältnis zwischen Pflanze und Tier kann auch umgekehrt sein: es gibt Pflanzen, die lebende Tiere fangen, töten und durch einen Verdauungsvorgang als Nahrung zu sich nehmen. Man nennt sie fleischfressend, karnivor, oder, da als Beute hauptsächlich Insekten gefunden werden, insektenfressend, insektivor. Bis ins 18. Jahrhundert reicht die erste Beobachtung dieses Verhaltens zurück. Die allgemeinere Aufmerksamkeit hat Darwin auf diese Pflanzen durch sein Buch über sie gelenkt. Heute kennt man ihrer mehr als 400 Arten. Sie sind durchaus nicht auf die Tropen beschränkt. Am Sonnentau, dem Wasserschlauch, der Aldrovandie, dem Fettkraut haben wir Beispiele insektenfressender Pflanzen auch in unsrer Flora. Eine große Anzahl wächst in Nordamerika. Im tropischen Gebiet findet sich die Sarraceniazee Heliamphora, aus dem pflanzengeographisch so interessanten Roraimagebirge zwischen Guayana und Brasilien; in Afrika und Brasilien die Lentibulariazee Genlisea. Beides sind nur kleine Gattungen und noch sehr wenig bekannt. Dagegen besitzt die eine eigne Familie

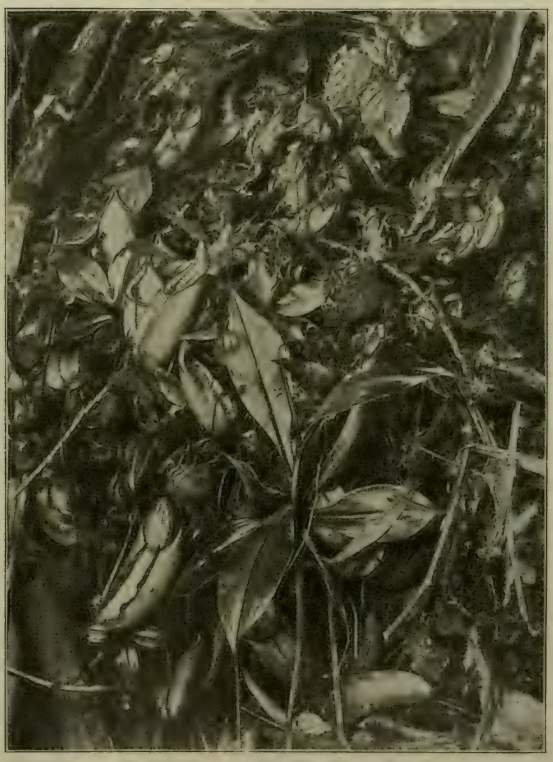


Abb. 68.
Kletternde Kannenpflanze (Nepenthes spec.) im javanischen Urwald.
(Aufnahme von Dr. Jensen.)

bildende Gattung Nepenthes an 60 Arten und ist in unsern Warmhäusern ein beliebtes Kulturobjekt. Ihre Heimat ist das indische Monsungebiet, Mittelpunkt ihres Wohngebiets der Kinabalu auf Borneo, das die meisten und eigentümlichsten Arten aufweist. Von hier aus gehen sie westlich bis nach Madagaskar, östlich bis Neu-Guinea und Australien.

Das auffälligste Merkmal dieser Pflanzen wird schon durch ihren Namen „Kannenblumen" bezeichnet. An den Spitzen eines Teils ihrer Blätter entwickeln sich — auf längeren oder kürzeren Stielen — pfeifenkopfähnliche Kannen oder Becher (Abb. 68, 69), in denen alle Reisenden übereinstimmend Reste von Insekten gefunden haben, oft in so beträchtlicher Menge, daß der Kanneninhalt abscheulich stinkt. Die Kannen dienen demnach als Kesselfallen, hauptsächlich für kriechende Insekten, wie Ameisen, Tausendfüßler, Kakerlaken; doch findet man auch Fliegen, Mücken und selbst Schmetterlinge. Oft sind die gefangnen Tiere recht groß. Jensen sah einmal einen 3,5 cm langen Skorpion, der zwischen den Spitzen der beiden Fangarme beinahe 4 cm maß.

Die Kannen sind nicht selten so lebhaft gefärbt, daß sie mit Blüten wetteifern und von den Javanen auch für solche gehalten werden. Bei Nepenthes Rafflesiana sind sie mit zahlreichen purpurroten Flecken gesprenkelt, bei andern Arten weisen sie eine mehr gleichmäßig purpurrote Färbung auf. Als besonders schön beschreibt Burbidge eine borneanische Art mit prachtvoll durchscheinend-weißen, scharlachrot gefleckten Kannen. Aber auch grüne Kannen kommen vor. Ob die lebhafte Färbung als Anlockungsmittel für kriechende Insekten dient, die doch kein großes Gesichtsfeld überschauen, ist mir sehr zweifelhaft. Sicher sind aber Nektartropfen als Lockmittel anzusehen, die von manchen Nepenthesarten reichlich aus Drüsen abgeschieden werden, die um die Mündung der Kannen herum stehen. Diese Mündung ist so gestaltet, daß der Kannenrand nach innen wie ein Kragen abwärts geschlagen, mit vorspringenden Längsseiten versehen und sehr glatt ist, so daß die dem Honig nachgehenden Insekten über ihn in den Kannenbauch hinabstürzen. Emporzuklettern ist ihnen nicht möglich, da der ganze obere Teil der Innenwand mit einem weißlich schimmernden, glatten Wachsüberzug bedeckt ist. Unter dieser „Gleitzone" folgt dann wieder eine Drüsenzone, auf der kleinere oder größere, bei manchen Arten schon mit bloßem Auge sichtbare Drüsen dicht gedrängt stehen. Sie scheiden die schwach schleimige Flüssigkeit aus, die in den Nepentheskannen schon vor dem Öffnen vorhanden ist und in entleerten von neuem auftritt. In dieser Flüssigkeit ertrinken die hineingefallnen Insekten, werden dann durch ein ausgeschiednes peptonisierendes Ferment bis auf die Chitinpanzer verdaut und resorbiert.

Über den Wert der tierischen Nahrung für die Nepenthespflanzen ist man noch nicht einig. Manche Beobachter haben sich dahin ausgesprochen, daß der komplizierte Fangapparat als „Luxusanpassung" gelten könne, welche sich die in allen Lebensbedingungen günstig gestellte tropische Pflanze zu leisten erlauben darf, ohne sie eigentlich zu brauchen. Begründet wird diese Ansicht mit der Geringfügigkeit der in den Kannen gefundnen Ausbeute. Es wurde aber schon erwähnt, daß man in vielen Fällen große Mengen toter Insekten festgestellt hat. Ganz besonders macht Heinricher darauf aufmerksam, daß Nepenthes melamphora an den Rhizomen Kannen entwickelt, die vom Humus und dem abgefallnen Blattwerk ganz oder teilweise bedeckt sind. „Diese

Hunderte von Kannen waren sozusagen unterirdisch und funktionierten, im Moder vergraben und aufrecht gestellt, wie verdeckte Wolfsgruben; alle, die ich untersuchte und die funktionstüchtig waren, wiesen einen reichen Fang auf, sie enthielten größere Larven, Asseln, mehrfach auch die Gehäuse von Schnecken, also zumeist größere Beutestücke, fette Brocken. Sehr zweckmäßig ist unter diesen Umständen der nicht ganz schließende Deckel der Kannen: die Kannenmündung bleibt auch bei Bedeckung mit abgefallnem Laube stets offen". Bei der genannten, bis in die Baumkronen kletternden Art weisen die bindfadenstarken Stengel in ihrer ganzen Länge nur wenige Kannen auf, die auch nur geringe Reste gefangner Tiere enthalten. Erst in den Baumkronen, wo sich die Pflanzen verästelnd ausbreiten, treten wieder Kannen in großer Zahl und üppigster Entwicklung auf. „Dies scheint mir — sagt Heinricher — wieder bemerkenswert zu sein, weil in den Kronen der Bäume wahrscheinlich ein viel regeres Insektenleben herrscht als im licht- und blütenarmen Unterholz und deshalb ein reicherer Fang gesichert sein dürfte". — Auch die Urnengröße mancher Arten spricht für starke Ausnutzung der tierischen Nahrung. Wohl die größten bekannten Kannen kommen Nepenthes raja vom Kinabalu in Borneo zu. Sie werden bis 30 cm lang und 12 cm breit und sind nach Hooker geräumig genug, daß auch kleinere Vierfüßler oder Vögel in dem Kanneninhalt ertrinken können. Es scheinen sich jedoch auch in ihnen nur Insekten zu fangen.

Abb. 69.
Nepenthes gracilis.
(Nach der Natur gezeichnet von R. Öffinger.)

Wie wir gesehen, scheiden die Nepentheskannen eine verdauende Flüssigkeit aus, die die hineingefallnen Insekten auflöst. Um so merkwürdiger ist es, daß gewisse Tiere in dem Wasser der Kannen ihre Entwicklung durchmachen. Von Sarracenia und Cephalotus war es längst bekannt, daß Tiere in ihren Schläuchen leben. Doch kann hier die Tatsache nicht weiter verwundern, da diese Pflanzen keine verdauenden Enzyme besitzen. In Nepentheskannen hatte Beccari schon Froschleich, Haberlandt, die Sarasins und Clautriau lebende Tiere, z. B. Moskitolarven, beobachtet. Jensen forschte in Java mehrere Jahre lang diesem Verhältnis nach und stellte 9 Tierarten als ständige Bewohner der Kannen fest: 3 Fliegenlarven, 4 Mückenlarven, einen kleinen Rundwurm und eine Milbe. Auffallend ist, daß alle diese Tiere wie die Eingeweideparasiten weißlich sind, einige auch ziemlich schleimig. Sie müssen natürlich eine Widerstandsfähigkeit gegen die verdauenden Nepenthesenzyme besitzen. Eine dicke Kutikula haben sie nicht immer aufzuweisen. Dagegen hat Jensen durch Versuch nachgewiesen, daß sie Antifermente ausscheiden, wie die in den tierischen Eingeweiden lebenden „Würmer". Nicht angepaßte Tiere, so eine Froschlarve (!), die in die Flüssigkeit der Nepentheskannen gesetzt wurden, starben. Dagegen scheinen die angepaßten Mücken- und Fliegenlarven gegen gewöhnliches Wasser empfindlich zu sein, was wohl auf die verschiedne osmotische Wirkung der beiden Flüssigkeiten zurückzuführen ist.

Nach neueren Beobachtungen von Picado sind auch die Zistern-Bromeliazeen zu den Insektenfressenden zu rechnen. Wenn sie sich zum Blühen anschicken, tritt am Grunde der innersten Blätter eine Gummiausscheidung auf. Wird die Pflanze verletzt, so fließt dieses Gummi reichlich, wird fest und zeigt dann gelatinöse Beschaffenheit. Häufig findet man darin eingeschlossen Tiere, die in dem Zisternenwasser der Bromeliazeen leben oder als Schädlinge die Blätter benagen. Sie sterben darin und bilden dann einen Teil des Detritus. Die Pflanze nutzt die Zersetzungsprodukte dieser Tierkörper zu ihrer Ernährung auch aus. Das Gummi enthält nämlich ein Enzym, das Eiweiß in Peptone und Amidosäuren überzuführen vermag. Diese werden dann von der Pflanze absorbiert, wie Picado durch Versuche nachgewiesen hat.

3. Mutuelle Symbiose zwischen Tieren und Pflanzen.

Lebensbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren, die beiden Teilen Nutzen gewähren, gibt es auch. Sie zeigen sich hauptsächlich auf zwei Gebieten: der Übertragung des Pollens (Bestäubung) und der Samenverbreitung. Der Vorteil, der den Tieren aus dieser den Pflanzen geleisteten Hilfe erwächst, ist fast stets Erlangung von Nahrung, die für die bestäubenden Insekten meist in zuckerhaltigem Saft, dem Honig oder Nektar, besteht. In neurer Zeit sind zwei weitere, sehr interessante Anlockungsmittel für Tiere in Orchideenblüten bekannt geworden. Die ersten Beobachtungen darüber machte v. Wettstein in Südbrasilien, und Porsch stellte eingehende anatomische Untersuchungen an. Diese neuen Anlockungsmittel sind „Futterhaare" und Wachs.

„Futterhaare finden sich — schreibt v. Wettstein — bei mehreren Arten der Gattung Maxillaria, so bei den brasilianischen M. rufescens, M. ochroleuca, M. iridifolia und M. villosa. Die regelmäßig einzeln auftretenden, stark nach Vanille duftenden Blüten der ersterwähnten Art produzieren keinen Nektar. Der

interessanteste Teil ist die Lippe, die gelb und rot gefleckt ist und in der Mitte von einem dicken Wulst durchzogen wird, der sich bei näherer Untersuchung als aus zahlreichen Haaren bestehend erweist. Sie sind mit Eiweiß und Fett vollgepfropft und werden von den die Blüte besuchenden Tieren abgeweidet, welche dabei veranlaßt werden, in die Tiefe der Blüte einzukriechen, wobei die bezweckte Pollenübertragung stattfindet." Auf der Lippe von Maxillaria Lehmanni hatte schon Janse Haare festgestellt, die schließlich in einzelne, Pollenkörnern täuschend ähnlich sehende Zellen zerfallen und auf der Lippe eine gelbe, pulvrige Masse bilden. Er glaubte, daß dadurch pollensuchende Insekten angelockt würden. Außer Haaren kommen auch Futtergewebe oder „Futterwarzen", wie man sie genannt hat, vor, z. B. bei Stanhopea oculata, warzenartige Erhebungen dünnwandigen Gewebes, dessen Zellen reich an Eiweiß sind. Merkwürdige „Befestigungskörper" hat Knuth auch von Freycinetia strobilacea auf Java beschrieben: rote, dicke, fleischige, süßschmeckende Achsenverlängerungen, die von den Bestäubern — fliegenden Hunden — gefressen werden.

Abb. 70.
Adenia globosa (Ostafrika). Die Zweige sind mit starken Stacheln bewehrt. (Aufnahme von Dr. H. Kochan.)

Auf das Vorkommen von Wachs als Anlockungsmittel für Insekten wurde v. Wettstein in Brasilien aufmerksam, als er einmal im Urwald ein Insekt eine Orchideenblüte mit einem auffallend weißen Körperchen verlassen sah. Die Pflanze erwies sich als Ornithidium divaricatum, und eine genaue Besichtigung der Blüte ergab, daß das weiße Körperchen der Oberseite der Lippe entstammte und Wachs war. Die Wachsausscheidung tritt auf der Lippe in solcher Lage auf, daß Pollenübertragung zustande kommen muß. Bemerkenswert ist auch bei dieser Orchideenblüte das Fehlen des Nektars.

Die Samenverbreitung bietet gegen die übrigen Teile der Erde in den Tropen

wohl kaum ganz neue, auf sie beschränkte Züge. Einige treten aber in stärkerem Maße hervor, so besonders die „Appetitfärbung", die durch leuchtende Farben überhaupt, vorzüglich aber durch Kontrastwirkung erreicht wird. Von heimatlichen Pflanzen dieses Verhaltens ist eine der auffälligsten das Pfaffenhütchen (Evonymus europaeus): die roten Kapseln springen bei der Reife auf und lassen die lebhaft gelbrot gefärbten Samen an kurzen Fäden heraushängen. In den Tropen häufen sich die Beispiele. Besonders schön tritt die Kontrastfärbung hervor bei der Muskatnuß (Myristica fragrans) und andern Myristikazeen. Die Fruchtschale ist gelb, das dicke Fruchtfleisch hell rosa. Im Reifezustand reißt ein klaffender Spalt auf, und der glänzend braune, von dem zerschlitzten, hochroten Samenmantel (Mazis, Muskatblüte) umfangne Same wird sichtbar: in der Tat eine wundervolle Kontrastwirkung, die auch ihre Anlockungskraft, hauptsächlich auf Tauben, bewährt. Bei Clerodendron Minahassae springt der stehengebliebne, die Frucht gänzlich umhüllende Kelch zur Reifezeit sternförmig mit fünf Abschnitten auf. Sie sind innen, nach dem Aufspringen also oberseits, herrlich purpurrot gefärbt, wogegen sich die blauschwarze, glänzende Frucht scharf abhebt. Derselbe Farbengegensatz tritt auf zwischen den Früchten und dem Kelch und Blütenboden mancher Ochnazeen. Sehr wirkungsvolle Früchte haben viele Kukurbitazeen. Coccinea Engleri in Usambara, die hoch in die Bäume klettert, bringt handlange, wurstförmige, leuchtend rote Beeren hervor, die in ganzen Gehängen die Baumkronen schmücken und weithin sichtbar sind.

Wie an unserm Pfaffenhütchen und der Muskatnuß treten lebhaft gefärbte Samenmäntel (Arilli) bei einer großen Reihe tropischer Pflanzen (z. B. Marantazeen, Leguminosen, Sapindazeen) auf. Bald kontrastiert ein brauner oder schwarzer Arillus mit der weißen oder roten Samenschale; bald ist diese dunkel und der Arillus weiß, gelb oder rot gefärbt. Am eigenartigsten nimmt sich wohl der prächtige blaue Samenmantel von Ravenala madagascariensis aus.

Wie wirksam die Verschleppung der Samen genießbarer Früchte ist, beweist die Gattung Ficus. Die Arten der Sektion Urostigma, deren Früchte viel von Vögeln, besonders Tauben und Nashornvögeln, auch von fliegenden Hunden, gefressen werden, sind weit verbreitet; von 16 borneanischen Arten kommen nach Beccari 14 auch außerhalb Borneos vor. Dagegen sind von 10 Arten der Sektion Covellia, deren Früchte versteckter und unscheinbarer sind, höchstens 4 auch sonst noch verbreitet.

Auf dem Gebiet der Bestäubungsvermittlung macht sich in den Tropen eine mannigfaltigere und mehr ins einzelne gehende Anpassung geltend als in gemäßigten Breiten. So bei den langrüsseligen Sphingiden. Schwärmerblumen, Sphingophilae, wie sie Delpino genannt hat, gibt es auch bei uns, z. B. Lonicera caprifolium (Geißblatt), Platanthera bifolium (Kuckucksblume) und andre. Es sind meist Nachtblüher von hellen Farben und kräftigem Wohlgeruch, die den Honig im Grunde sehr langer Kronenröhren oder Spornen bergen. Da aber die Schwärmer ihr Hauptverbreitungsgebiet in den Tropen haben, so finden wir auch die Hauptmasse der Schärmerblumen dort. Zudem treten in den Tropen gerade die längstrüssligen Sphingiden auf; es kommen dort Rüssellängen von 140 bis 160 mm vor, ja bei Macrosilia cluentius hat Fritz Müller einen Rüssel von etwa $^1/_4$ m Länge festgestellt. Dem entsprechend finden wir in den Tropen Blumen mit 6 bis 20 cm langen

Kronenröhren oder Spornen, wie bei manchen Rubiazeen aus den Gattungen Gardenia, Randia, Portlandia, Exostema, Oxyanthus, bei Orchideen wie Habenaria, Angraecum sesquipedale.

Auch Schneckenbesuch von Blüten mit der Wirkung der Pollenübertragung scheint in den Tropen häufiger zu sein als bei uns, wo sie an Lemnazeen, Calla palustris, Chrysosplenium, auch an Chrysanthemum leucanthemum beobachtet worden ist. Die Möglichkeit der Bestäubung durch Schnecken ist dann gegeben, wenn kleine Blüten in einer Ebne dicht bei einander stehen, oder wenn Narben und Staubbeutel sich nur ganz wenig aus flachen Blüten erheben. Diese Fälle sind in den Tropen häufig bei der dort reich vertretnen Familie der Arazeen. So werden Alocasia odora, Amorphophallus variabilis, Anthurium-Arten, Arisaema filiforme, Atherurus tripartitus, Typhonium cuspidatum, Philodendron pinnatifidum als malakophil angegeben. Auch das Perigon der riesigen, nahe dem Erdboden stehenden Blüten von Aristolochia Goldieana in Westafrika fand ich von Schnecken zerfressen, die beim Umherkriechen wohl Pollen übertragen könnten. — In den meisten Fällen werden Schnecken wohl nur als gelegentliche, nicht ausschließliche Bestäuber auftreten.

Abb. 71.
Adenia globosa (Ostafrika). Diese Aufnahme zeigt, wie der Knollenstamm von den stachligen Zweigen ganz umhüllt wird. (Aufnahme von Dr. Malguth.)

Einige Tiergruppen kommen nur in den Tropen für Pollenübertragung in Betracht: die Fledermäuse und Vögel. Das erste Beispiel eines Fledermausblütlers wurde durch W. Burck aus Java bekannt. Eine bis hoch in die Bäume klimmende Pandanazee der Gattung Freycinetia entwickelt jährlich mehrmals eine Menge großer, zart rosenroter Blüten, die lebhaft zwischen den langen dunkelgrünen Blättern hervorleuchten. Die Pflanze ist zweihäusig. Bei den männlichen wie weiblichen Blüten findet man die gefärbten Hochblätter und die schon beschriebnen „Beköstigungskörper"

durch den fliegenden Hund abgefressen. Bei seiner Mahlzeit berührt das Tier mit dem Kopf in den männlichen Blüten die Staubbeutel und überträgt beim Besuch einer weiblichen Blüte den mitgenommenen Pollen auf die Narbe. Aus Trinidad berichtet J. H. Hart von „chiropterophilen" Pflanzen, zu denen er Bauhinia megalandra und Eperua falcata, zwei Leguminosen, rechnet. An den Blüten letzten Baumes wurde eine Fledermaus (Glossonycteris Geoffroyi) gefangen, deren pinselförmige Zunge der eines Kolibris ähnelt. Ich selbst sah im botanischen Garten zu Victoria (Kamerun) Fledermäuse häufig durch die Krone des „Leberwurstbaumes" fliegen, und vermute, da der Blütenbau der Pflanze eher dafür als dagegen spricht, auch hier Chiropterophilie.

Abb. 72.
Carica papaya, Baum mit Schopfkrone; männliches Exemplar, dadurch merkwürdig, daß die Endblüten der Infloreszenzen weiblich sind und Früchte hervorbringen. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Schon seit langer Zeit und sehr häufig ist der Besuch von Blüten durch Vögel beobachtet worden. Tatsächlich treten in den Tropen der neuen Welt die Kolibriarten (Trochiliden), in denen der Osthalbkugel die Honigvögel (Nectariniiden oder Meliphagiden), seltner auch Spechte als Blütenbestäuber auf. Mehr als 50 Pflanzenfamilien sollen „ornithophile" Arten besitzen. Delpino gibt folgende Merkmale als bezeichnend für Ornithophilie an: Große Ausdehnung, sackartige Gestalt und hochrote Farbe der Blüte; Mangel eines geeigneten Anflug- und Sitzplatzes an ihr; starke Honigabsonderung. In vielen Fällen trifft dies zu, allgemeingiltige Merkmale für ornithophile Blumen scheint es aber nicht zu geben.

In ihrem Verhalten beim Blütenbesuch unterscheiden sich die neuweltlichen Kolibris von den altweltlichen Honigvögeln scharf. Diese klammern sich ober- oder unterhalb der Blüte an, jene saugen dagegen im Schweben den Honig aus, wie die Schwärmer, denen sie vielfach zum Verwechseln ähnlich sehen. Macroglossa titan ist danach ja geradezu als „Kolibrimotte" bezeichnet worden. Bates schreibt darüber in seinem Buch „Der Naturforscher am Amazonenstrom" (Leipzig 1866): „Verschiedene Male schoß ich aus Versehen eine Kolibrimotte statt eines Vogels. Diese Motte ist nur wenig kleiner als gewöhnlich der Kolibri, ihre Art zu fliegen aber und die Art, wie sie sich vor den Blüten in Schwebung hält, indem sie sie mit dem Rüssel untersucht, sind ganz so wie bei dem Kolibri, und es bedurfte der Beobachtung mehrerer Tage, ehe ich sie im Fluge von einander unterscheiden lernte".

In seinem „Handbuch der Blütenbiologie“ spricht Knuth die Ansicht aus, keine einzige der beschriebnen ornithophilen Blüten erscheine so eingerichtet, daß ihre Bestäubung durch entsprechend organisierte Apiden oder Sphingiden gänzlich ausgeschlossen wäre. Bei der von mir als vogelblütig beschriebnen Sterkuliazee Helicteres isora möchte ich das doch behaupten. Die auf einem Androgynophor getragnen Antheren, die ein nur wenige Millimeter großes Scheibchen bedecken, stehen vom Blüteneingang wenigstens 2 cm entfernt. Um den Pollen auf den Kopf des Bestäubers abzuladen, muß das Androgynophor mit dem Scheibchen wie ein Hammer auf ihn pochen. Dies wird dadurch erreicht, daß es mit den Blumenblättern durch gewisse Verzahnungen ein starres, federndes System bildet, das durch einen Druck des Vogelschnabels zum Spielen gebracht wird. Selbst abgesehen von der Länge des Antherenträgers würde ein Insektenrüssel kaum die dazu nötige Kraft besitzen.

Eine merkwürdige Anpassung glaubt v. Wettstein bei einigen epiphytischen Orchideen der Tropen in der Blütenfarbe gefunden zu haben. Diese hat neben dem Duft bekanntlich die Aufgabe, den Tieren die Blüten wahrnehmbar und auffindbar zu machen. „In Anbetracht dieses Zwecks der Blütenfarbe — schreibt er — fiel es mir sehr auf, als ich im brasilianischen Urwald mehrere Orchideen mit großen, aber recht unscheinbar gefärbten Blüten fand. Wie erstaunte ich daher, als ich einmal die Blüten einer dieser Arten, des Epidendron ionosmum, die für gewöhnlich olivgrün erscheinen, bei durchfallendem Lichte prachtvoll rot sah. Die Blumenblätter sind auf der Oberseite olivgrün, auf der Unterseite rot gefärbt; bei durchfallendem Licht kommt diese Rotfärbung voll zur Geltung, und ich möchte kaum daran zweifeln, daß diese Wirkung des durchfallenden Lichtes, das ja gerade für ein im Dunkel des Urwaldes dahinfliegendes Insekt stark in Betracht kommt, auf eine Anpassung der Pflanze an das Vorkommen auf den Ästen der urwaldbildenden Bäume zurückzuführen ist. Eine ganz ähnliche Einrichtung fand ich dann bei dem großblütigen Oncidium crispum, dessen Blüten in auffallendem Lichte im allgemeinen braun, bei durchfallendem Lichte schön goldgelb erscheinen.“

4. Ameisen und Pflanzen.

Die Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen sind mannigfaltig und ihre Bedeutung ist erst in geringem Umfange klargestellt. Gerade die Fälle der engsten Beziehungen werden heute noch lebhaft erörtert. Der Frage, ob es sich dabei um eine wirkliche Symbiose handelt, bei der Pflanze und Tier streng aufeinander angewiesen sind, ist von Delpino und Schimper sicher bejaht worden. In neurer Zeit sprechen aber fast alle Beobachter dagegen.

Die oberflächlichste Beziehung zwischen Ameisen und Pflanzen besteht darin, daß die Tiere auf Pflanzen ihre Nester bauen. Es handelt sich dabei nur um die Ausnützung eines für den Nestbau geeigneten Platzes, ein Verhalten, das Schumann im Gegensatz zur Symbiose als Synözie bezeichnet hat. Nicht zu verwechseln mit Nestern sind gang- oder kuppelartige Erdbauten, sog. „Schildlausställe“, die die Ameisen zum Schutz der ihnen Nahrung liefernden Schildläuse aufführen. Da diese selbst vom Aufsaugen saftiger Pflanzengewebe leben, so kommt hier die Pflanze schon als solche, nicht bloß als Gerüst, in Betracht.

Eine weitere Festigung der Beziehungen tritt ein, wenn der Pflanzenkörper selbst den Ameisen Hohlräume als Wohnung bietet. Der biologisch klarste Fall ist das Auftreten von gallenartigen Bildungen. Die Ameisen beißen Pflanzengewebe an und veranlassen sie durch Einspritzung von Säuren zu Wucherungen, deren weiche Massen sie kammer- oder gangartig aushöhlen. Ein kleines Eingangsloch führt meist in den Hohlraum hinein, in dem zuweilen Schildlauszucht betrieben wird. Solche Ameisengallen können an beliebigen Teilen der Pflanze gebildet werden, meist geschieht es an Stengelteilen.

Eine höhere Stufe des Zusammenlebens ist erreicht, wenn die Ameisenwohnungen (Myrmekodomatien) an ganz bestimmten und stets denselben Stellen der Pflanze auftreten, also in ihren normalen Entwicklungsgang gehören. Solcher Fälle sind schon

Abb. 73.
Monochoria vaginalis, eine Wasserfläche fast vollständig bedeckend. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

eine große Zahl in den verschiedensten Teilen der Erde beobachtet worden. Doch scheint sich in manchen Gebieten eine Häufung zu finden wie in Südamerika und im malayischen Archipel; Afrika ist ärmer an Ameisenpflanzen. Da hier nicht alle beschrieben werden können, will ich mich mit einigen Ausnahmen auf die beschränken, die ich aus eigner Anschauung kenne.

In Westafrika tritt die Flacourtiazeen-Gattung Barteria mit 3 oder 4 Arten auf. Eine von ihnen, B. fistulosa, beherbergt stets Ameisen, große, schwarze, bissige Tiere aus der Gattung Eccremogaster. Ich habe viele Exemplare des kleinen Baums gesehen, aber nur ein einziges ameisenfrei gefunden; das war durch Feuer

geschädigt. Die Ameisenwohnungen werden dargestellt von den eigenartig gebildeten Zweigen. Diese könnte man als lange Kurztriebe bezeichnen. Sie entspringen, quirlförmig angeordnet, unmittelbar aus dem Stamm und verästeln sich niemals, da sie in den Achseln der Blätter keine vegetativen Knospen, sondern nur Blüten entwickeln. Nach Ausreifen der Früchte fallen nicht nur diese von den Zweigen ab, sondern auch die Zweige von dem Stamm, und in der nächsten Vegetationsperiode entsteht ein neuer Zweigquirl. Die Zweige sind folgendermaßen gebaut. Ein wenige Zentimeter langes Stück am Grunde ist ganz massiv. Dann setzt, besonders nach der oberen Seite zu, eine Aufblähung ein, und der ganze 1—1½ m lange Zweig bildet fast bis zur Spitze eine geräumige Röhre; die holzige Wand ist sehr dünn und brüchig. Das Eingangsloch der Ameisen befindet sich fast stets an der blasig aufgetriebnen Stelle unmittelbar hinter dem massiven Stück; zuweilen kommen noch ein oder zwei weitere sonst am Zweige vor. Warburg hat geglaubt, diese Bildungen als Ameisengallen erklären zu können. Sie sind aber viel regelmäßiger, als dieser Forscher an Museumsmaterial hat erkennen können. Auch beeinflussen sie die ganze Wuchsform des nur 6—8 m hohen Baumes so tief, daß sie etwas andres als Gallenbildungen darstellen müssen. Röhrenförmig hohle Zweige mit so dünner, brüchiger Wand können nicht als Grundlage einer weit ausgreifenden Verästelung dienen.

Zu den auffälligsten malayischen Ameisenpflanzen gehören einige Arten der kletternden Palmengattung Korthalsia. Die Ligula, das Blatthäutchen, an der Grenze von Blattstiel und Spreite, schwillt um den etwa fingerdicken Stengel blasenförmig an. Aber auch hohle, von Ameisen bewohnte Stengel und Zweige fehlen nicht; sie treten besonders bei Myristikazeen, Euphorbiazeen und Rubiazeen auf. Die Blattbeutel der epiphytischen Asklepiadazeengattung Dischidia wurden schon geschildert, ebenso die hohlen Wurzelstöcke einiger Polypodium-Arten. In Südamerika besitzen manche Vertreter der Melastomatazeen Ameisenbeutel, mit denen zusammen, wie Schumann festgestellt hat, stets eine braune Behaarung der Pflanze einhergeht. Am bekanntesten und oft abgebildet ist Tococa lanceolata. Ihre Blätter schwellen am Grunde, zu beiden Seiten des Mittelnerven, schlauchförmig auf, oder der Blattstiel trägt seitlich zwei schlauchige Gebilde. An der Spitze, und zwar auf der Blattunterseite, besitzt jeder Schlauch eine Eingangspforte. Ähnliche Ameisenwohnungen bietet die Borraginazee Cordia nodosa, und eine ganze Reihe andrer Pflanzen ließen sich noch nennen.

Wohl die am längsten bekannten Ameisenpflanzen sind die Ameisen-Rubiazeen des malayischen Archipels, die Gattungen Myrmecodia und Hydnophytum (Abb. 61). Der Bau ihres knolligen Stammes ist bereits geschildert worden. Beccari, der während seines langen Aufenthaltes auf Borneo die Pflanzen sorgfältig beobachtete, nahm an, daß hier ein echt symbiotisches Verhältnis Pflanze und Tier verbinde. Mit großer Entschiedenheit behauptete er, daß die Anwesenheit der Ameisen für die Entwicklung der Pflanzen dringend notwendig sei; daß bei ständiger gänzlicher Trennung sogar der Fortbestand der Pflanzen in Frage gestellt würde. Als Gegenleistung für die von den Pflanzen gebotne Wohnung sollen die Ameisen eine Wache gegen die Angriffe andrer Tiere bilden. Ferner sollen sie in den Galerieen allerhand organische Stoffe ablagern, die durch deren zahlreiche Lentizellen aufgenommen würden. Der Ansicht

daß echte Symbiose vorläge, schlossen sich hauptsächlich Schimper und Schumann an. Daß neuere Forscher die Knollen der Ameisen-Rubiazeen und ihre gangartigen Hohlräume mit der Wasserversorgung dieser epiphytisch lebenden Pflanzen in Zusammenhang bringen, ist schon erwähnt worden. Die Besitznahme durch Ameisen geschieht erst nachträglich und ist für die Pflanze von untergeordneter Bedeutung.

Noch schwieriger wird die Frage bei einigen Gewächsen, die den Ameisen nicht nur Wohnung, sondern außerdem in einer ganz eigentümlichen Weise auch noch Nahrung bieten: bei der Ameisen-Akazie, Acacia cornigera, aus Mexiko und Mittelamerika, und den Imbauben des tropischen Amerika, mehreren Arten der Gattung Cecropia, vor allen C. adenopus.

Abb. 74.
Blaeria Meyeri Johannis aus der Erikazeen-Zone des Kilimandjaro.
(Aufnahme von Dr. H. Prell.)

Bei Acacia cornigera trägt jedes Fiederblatt am Grunde zwei Nebenblätter, Stipeln, die, wie oft bei Akazien, zu Dornen umgebildet sind. Diese Dornen sind hohl und sehr dünnwandig. Ameisen durchbohren sie an der Spitze und wohnen in ihnen. Die Nahrung, welche die Pflanze den Ameisen bietet, besteht aus eigentümlichen Körperchen, die nach ihrem Entdecker, dem Naturforscher Th. Belt, als „Beltsche Körperchen" bezeichnet werden. Sie sitzen an der Spitze der Blattfiederchen und sind morphologisch als umgebildete Drüsen anzusehen. Bei der Ameisenakazie weisen sie ganz bestimmte merkwürdige Eigentümlichkeiten auf: sie sezernieren nicht und sind stark mit Eiweißstoffen angefüllt; beim Berühren lösen sie sich sehr leicht los. Belt bemerkte schon, daß diese „Ameisenbrötchen" wirklich von den Tieren in die Nester geschleppt und gefressen werden.

Eine ganz ähnliche Bildung findet sich bei den Ameisencekropien. Schimper schildert die Verhältnisse anschaulich so: „Die Cekropia-Ameisen geben sich in ihren — noch zu beschreibenden — Wohnräumen mit Aphidenzucht ab und würden sie wenig verlassen und das Laub selten oder überhaupt nicht aufsuchen, wenn es nicht eine fortwährende Besichtigung lohnte. Die Basis der Blattstiele ist nämlich an der Unterseite von einem braunsamtnen Haarüberzug bedeckt, auf dem bei unbewohnten Bäumen eiähnliche, etwa 2 mm lange Körperchen von weißlicher Farbe ganz lose liegen. Die Anwesenheit solcher Gebilde, die nach Ihrem Entdecker Fritz Müller ‚Müllersche Körperchen' genannt werden, ist ein sichres Zeichen, daß der Baum unbewohnt ist:

so sind sie in unsern Gewächshäusern stets sichtbar. Den bewohnten Bäumen fehlen sie an der Oberfläche der Polster gänzlich, indem sie fortwährend von den ewig nach ihnen fahndenden Ameisen eingeheimst und verzehrt werden. Die Müllerschen Körperchen bestehen, wie die Beltschen aus zartem eiweiß- und fettreichem Parenchym." Vom Grunde des Polsters her wachsen stets neue nach. — Die Tatsache, daß solche „Ameisenbrötchen", die eine Preisgabe erheblicher Mengen von Eiweisstoffen durch die Pflanze bedeuten, bei Acacia, Cecropia, auch bei der Akanthazeen-Gattung Thunbergia im Zusammenhang mit Ameisenbewohnung vorkommen, veranlaßte Schimper dazu, sie als Anpassung an die Ameisen zu erklären.

Abb. 75.
Senecio Johnstoni in der Ericazeen-Zone des Kilimandjaro.
(Aufnahme von Dr. H. Prell.)

Bei Cecropia hat die Ameisenwohnung anscheinend noch eine besondere Anpassung aufzuweisen. Der Stamm der Pflanze ist von einer zentralen, quergefächerten Höhlung durchzogen, wie sie häufig vorkommt und an sich mit den Ameisen nichts zu tun hat. Die Anpassung liegt in der Tür zu der Höhlung. „Oberhalb eines jeden Blattansatzes läuft nahezu bis zum nächsten Knoten eine flache Rinne, deren Gipfel bei ameisenfreien Bäumen oder an jungen, noch nicht bewohnten Zweigen eine rundliche Vertiefung zeigt. Da der äußeren eine innere Vertiefung entspricht, so ist an dieser Stelle die Wand sehr dünn. Auch in ihrer histologischen Zusammensetzung weicht diese Wandstelle von den benachbarten Wandteilen ab, denn sie entbehrt aller harten und zähen Elemente, des Kollenchyms, besonders auch der Gefäßbündel. Diese verdünnte Wandstelle ist die vorgezeichnete Tür für die Ameisen, stets nur an dieser Stelle bohren sie. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zeigen, daß das erste Auftreten der Vertiefung auf den Druck der kleinen Axillarknospe zurückzuführen ist, die in jeder Blattstielachsel sitzt. Da dieser Druck während des ganzen Längenwachstums der Internodien stattfindet, so bedingt er die Entstehung der Rinne. Beim phylogenetischen Beginn des Zusammenlebens bohrten die Ameisen ihre Eingangsöffnung offenbar in der Rinne, und zwar, wie es sich auch sonst bei fast allen Ameisenpflanzen zeigt, am oberen Teil der Wohnung. Alle das Durchbohren dieser Stelle erleichternden Eigenschaften mußten im Kampf ums Daseins erhalten und weiter gezüchtet werden."

Preisgabe von eiweißreicher Nahrung und histologische Vorbildung einer

bestimmten Stelle der Ameisenwohnung zum Durchbohren der Tür: das sind nach Schimper unzweifelhafte Kennzeichen einer echten Symbiose zwischen Ameisen und Pflanzen. Cecropia stellt die höchste Form einer Ameisenpflanze dar.

Zur Symbiose gehört nun aber, daß jeder der Symbionten einen Vorteil hat. Welchen Vorteil hat die Cecropia von den Ameisen? Bekanntlich ist es nach Belt, der die Symbiosenhypothese aufgestellt, und nach Schimper, der sie am nachdrücklichsten vertreten hat, der Schutz, den die Cekropie durch ihre Gastameisen (Azteka) gegen ihre schlimmsten Feinde, die Blattschneider oder Schlepperameisen (Atta), erhält.

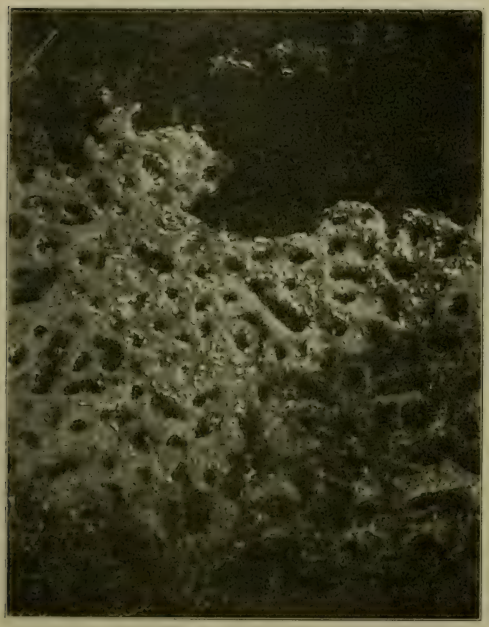


Abb. 76.
Stück des Pilzgartens einer afrikan. Termitenart (Termes bellicosus). Auf der schwammigen Grundmasse sind die weißen „Kohlrabihäufchen" des Pilzes (Volvaria spec.) zu sehen.
(Aufnahme von Dr. F. Stellwaag.)

An dieser Stelle möchte ich eine andre höchst merkwürdige Beziehung zwischen Ameisen und Pflanzen einschieben. Die Atta-Arten schneiden die Blätter der Cekropien, aber auch vieler andren Pflanzen, besonders eingeführter Gewächse wie Orangen, Rosen, Granatäpfel, in kleine Stücke und schleppen sie in ihre Nester, nicht etwa um sie zu fressen, sondern um auf ihnen einen Pilz zu züchten, von dem sie sich nähren. Auch diese Beobachtung wurde zuerst von Belt gemacht und dann von Möller näher als richtig bewiesen. Die eingeschleppten Blattstücke werden zerkleinert, zu einem Brei zermalmt und in dem Nest zu einem schwammigen Körper aufgebaut, in dem sich die Geschlechtstiere und die Brut aufhalten. Die ganze schwammige Masse ist durchsetzt von dem Myzel eines Pilzes, den Möller Rhozites gongylophora nannte und der in den Ameisennestern ein Produkt hervorbringt, das in der freien Natur gar nicht vorkommt. Das sind die sog. „Kohlrabi", wie sie Möller bezeichnet hat, kuglige eiweishaltige Körperchen, die die ausschließliche Nahrung der Acromyrmex-Arten darstellen (Abb. 76). Sie müssen als ein Züchtungsprodukt der Ameisen betrachtet werden. Da der Pilz wohl auch für die meisten Atta-Arten Lebensbedürfnis ist und nur ganz zufällig im Freien vorkommt, so muß er bei Neugründung von Kolonien aus den alten Nestern in die neuen verpflanzt werden.

Kehren wir nun zur Hypothese von der Symbiose zwischen höheren Pflanzen

und Ameisen zurück, so ist sie in neuerer Zeit gerade in ihrer höchsten Form, bei Cecropia, bestritten worden. Was zunächst die „Ameisenbrötchen" anlangt, so wendet Rettig ein, daß nicht, wie Schimper meint, die myrmekophilen Akazien, Cekropien und Thunbergien die einzigen Pflanzen seien, die große Mengen von Eiweißstoffen, Fett usw. preisgeben. Pourouma, eine in Guayana wachsende Moracee, also mit Cecropia näher verwandte Pflanze, weist dieselben Körperchen auf wie diese. Auch bei Pourouma stehen sie in Haarpolstern, die an der Unterseite der Blattstielbasen auftreten. Es ist aber nichts davon bekannt, daß diese Pflanze von Ameisen bewohnt würde.

Abb. 77.
Waldgrenze am Kilimandjaro, mit Schaftlobelien. Die Baumkronen ganz mit Bartflechten (Usnea) besetzt.
(Aufnahme von Dr. Lohmeyer.)

Ähnliche Körperchen, sog. Perldrüsen, die Protein, Zucker und fette Öle enthalten, finden sich bei einer großen Anzahl Pflanzen, häufig nur an den jugendlichen Organen, von denen sie später abgestoßen werden. Besonders charakteristisch sind sie für viele Vitazeen, Piperazeen, Melastomatazeen und Urtikazeen. Ihre Bedeutung ist noch unbekannt. Die „Brötchen" der drei oben genannten Ameisenpflanzen brauchen also nicht notwendig eine Anpassung darzustellen.

Auch für die vorgebildeten Eingangstüren der Cecropia bestreitet Rettig die Bedeutung als Anpassung an Ameisen. Es kommt seiner Ansicht nach — und damit dürfte er Recht haben — gar nicht so sehr auf das Freisein dieser kleinen runden Stelle von mechanischen Elementen an. Denn auch der übrige Teil der Wand ist, wie man

sich mit einer Nadel überzeugen kann, fast ebenso leicht zu durchstechen, und konnte den Beißwerkzeugen einer Ameise keine Schwierigkeiten entgegensetzen. Wenn wir sehen, wie bei einer großen Zahl andrer Ameisenpflanzen die Tierchen die normalen Wandungen der Wohnung durchbeißen, so müssen wir dem zustimmen. In zahlreichen Fällen habe ich in Kamerum beobachtet, daß die stark holzigen Stiele der Kakaofrüchte eines zuckerhaltig-schleimigen Saftes wegen von Ameisen gänzlich durchgenagt wurden. Es liegt also gar kein Grund für die selektive Ausbildung einer besonders schwachen Eingangspforte vor. — Die Ursache, weshalb die Gastameisen stets nur an dieser Stelle bohren, hat einen ganz andern Grund, der von Schimper nicht beachtet worden ist. Diese Stelle ist nämlich frei von Milchsaftschläuchen. Überall sonst strömt bei der geringsten Verletzung sofort und recht reichlich ein bitter schmeckender Milchsaft aus, in der kleinen Rinne aber weniger als am übrigen Stamm; denn dort sind weniger Milchsaftschläuche vorhanden. Rettig glaubt nun nicht annehmen zu müssen, daß die Milchsaftfreiheit der Eingangstür Ergebnis einer Züchtung, sondern unmittelbar zurückzuführen sei auf den Druck der Axillarknospe. Er ist der Meinung, daß bei Aufhebung dieses Drucks überall Milchgefäße auftreten würden, oder daß ihre Ausbildung bei Anwendung von künstlichem Druck während der Anlage und Streckung der Internodien auch an andern Stellen der Rinde unterbleiben würde. Versuche zur Bestätigung dieser Ansicht scheinen noch nicht gemacht worden zu sein.

Abb. 78.
Alang-Steppe (Imperata Koenigii) mit Phyllanthus emblica, Borneo.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Auf die Berichte von Reisenden gestützt, glaubt aber Rettig, sogar das Schutzbedürfnis der Cecropia und damit die Grundvoraussetzung der Symbiose leugnen zu müssen. Einer der ersten, die von diesem Gesichtspunkt aus eine entschiedne Widerlegung der Schimperschen Ameisentheorie versucht haben, war der bekannte Tier- und Pflanzengeograph H. v. Ihering. Ihm stimmte besonders Ernst Ule zu, der auf seinen langjährigen Reisen im Amazonasgebiet seine Aufmerksamkeit den Ameisenpflanzen mit Vorliebe gewidmet hat.

Die Verwüstung des Pflanzenwuchses durch Atta wird meist sehr überschätzt. Erstens ist die Masse der von den Ameisen gebrauchten Blätter gar nicht besonders groß. v. Ihering hat berechnet, daß 183 Nester im Jahre erst so viel verbrauchen wie eine Kuh in derselben Zeit frißt. Die Nester liegen aber nirgends so dicht beisammen, daß die Zerstörungen fühlbar werden könnten.

Ferner ist das Material, das die Schleppameisen gebrauchen, ein sehr mannigfaltiges; es besteht auch aus Fruchtschalen, Samen, Handelsprodukten; selbst Papier und Kleider zerschneiden sie. Manche Atta-Arten sammeln auch Blattstückchen von Kräutern und Gräsern, und eine Art beschränkt sich nach v. Ihering auf Gräser. Auch Möllers Beobachtungen stimmen damit ganz überein. Die Zahl der geschnittnen Pflanzen ist nach ihm sehr groß, und es spielt weniger die Masse des von einer Pflanzenart geschnittnen Materials als vielmehr gerade seine Mannigfaltigkeit eine Rolle. Da drängt sich natürlich die Frage auf: Warum sollte die Natur den Cekropien den Vorzug so eigenartiger Anpassungen gewährt haben, wenn die übrigen Pflanzenarten auch ohne ihre Hilfe der Atta Trotz bieten können? (Rettig). Ule hat aber sogar gefunden, daß viele von den Ameisenpflanzen nach der Beschaffenheit ihrer Blätter gar nicht zu den von den Pflanzenameisen bevorzugten gehören.

Ganz besonders schroff bestreitet auch v. Ihering für die Imbauben die Notwendigkeit des Schutzes vor der Atta. Er stellt fest, daß die Beobachtungen von Fritz Müller und Schimper, nach denen ameisenfreie Exemplare von Cecropia adenopus meist geschnitten gewesen wären, für die von São Paulo jedenfalls keine Berechtigung habe. Schimpers Beobachtungen seien bei Blumenau angestellt. Sie müßten auf einem Irrtum beruhen. Schimper gebe nicht an, daß er Atta bei der Arbeit gesehen habe. Es könnten auch Raupen oder Käfer aus der Familie der Chrysomeliden in Betracht kommen. Bei São Paulo waren die ameisenfreien Cekropien, junge, wie ältere, den Blattschneidern gegenüber absolut immun. „Die Cecropia bedarf der Gastameisen so wenig wie der Hund der Flöhe." — Andrerseits seien die Ameisen auf die Müllerschen Körperchen gar nicht angewiesen.

Ferner sind auch gerade die Pflanzengastameisen nicht einmal besonders zur Abwehr geeignet, weil ihre Bisse im allgemeinen nicht so gefährlich sind, wie man gewöhnlich annimmt. Die meisten belästigen beim Sammeln der Ameisenpflanzen nicht einmal besonders. Einige gefährliche Gastameisen gibt es zwar. Läge aber eine Symbiose vor, so hätten doch ganz allgemein nur die bissigsten Arten zu Gastameisen werden können. Ule schließt aus all dem: „Wie wir gezeigt haben, ist die Bedeutung der Ameisen für die von ihnen bewohnten Pflanzen nicht so groß, wie man bisher angenommen hat. Der Schutz, den sie vor laubzerstörenden Tieren bieten, ist vielfach entbehrlich und oft nicht nachweisbar. Auch sind die Waffen der Ameisen meist nicht die stärksten." Die Schutzbedürftigkeit der myrmekophilen Pflanzen kann also nicht als genügend starker Selektionsfaktor angesehen werden.

Ule meint, daß man bei Erklärung der Bedeutung der Myrmekophilie viel zu wenig die Ameisen selbst und ihre Lebensweise berücksichtigt habe, auf denen wohl der Schwerpunkt in der ganzen Frage liegt. Die Ameisen müßten doch unzweifelhaft zu den intelligentesten Tieren gerechnet werden. Sie hätten einfach diejenigen Pflanzen,

die ihnen dienlich waren, mit vielem Geschick oder Scharfsinn ausgewählt und je nach ihren Bedürfnissen benutzt. Höchstens könnte man die Myrmekophyten bis zum gewissen Grade als Kulturpflanzen der Ameisen ansehen. Daß diese einen gewissen Kultureinfluß ausüben können, zeigt der Kohlrabipilz, dessen Kohlrabiform außerhalb von Ameisennestern unbekannt ist.

Das Interesse an der Pflanzen-Ameisen-Frage kehre sich dadurch gänzlich um. Da die meisten von Ameisen bewohnten Pflanzen als Ameisenpflanzen im engeren Sinne nicht mehr aufzufassen seien, so haben sie für den Botaniker nur noch Interesse durch das beständige Bewohntsein von Ameisen, durch deren noch unbekannte Einwirkung und die merkwürdige Bildung von Hohlräumen. Von größerer Wichtigkeit seien alle diese Pflanzen als komplizierte Wohnungen der Ameisen und deren damit verbundne Anpassungen und Gewohnheiten für den Zoologen; er würde vielleicht mit Recht die Pflanzenameisen als eine besondre biologische Gruppe behandeln.

Abb. 79.
Vegetations-Inseln in einem Danau auf Borneo (Pandanus radula).
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

So weit ist es nun meiner Ansicht nach doch noch nicht. Das Für und Wider in der Symbiosenfrage bei den Myrmekophyten muß noch viel mehr durch zuverlässige Beobachtungen und Versuche geklärt werden. Das geht schon daraus hervor, daß bei einer Pflanze die Möglichkeit einer wirklichen Symbiose auch von Gegnern der Symbiosenhypothese, wie Rettig, zugegeben wird: bei Cordia nodosa. Diese Pflanze soll nämlich auf den Antillen die Myrmekodomatien nicht ausbilden. Nun kommen auf diesen Inseln zwar verschiedne Arten von Blattschneider-Ameisen vor. Vielleicht sind es aber solche, die der Cordia nicht nachstellen. Es würde sich darum handeln, mit der blasenlosen Antillenform der Pflanze Kulturversuche in verschiednen Gegenden anzustellen, in denen die blasentragende Form gemein ist. Ihre stete Vernichtung, d. h. die Unmöglichkeit, sich unter sonst entsprechenden Bedingungen zu verbreiten, dürfte wohl als Beweis dafür gelten, daß die Blasen der Festlandsform wirklich eine Anpassung an den Ameisenschutz sind, dessen die Inselpflanze aus gewissen Gründen nicht bedarf.

Mit den bisher erwähnten Verhältnissen sind die Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen noch nicht erschöpft. Die jetzt zu besprechenden sind ein Beweis

dafür, daß die klugen Ameisen wirklich Kulturpflanzen haben. Es handelt sich hier um die Verbreitung von Samen durch Ameisen. Wenn sich auch die Beobachtung, daß Pogomyrmex barbatus in den Savannen von Texas und Mexiko auf ihren Nestern die Kultur des „Ameisenreises", Aristida oligantha, betreibe, als irrig herausgestellt hat, so steht die Verschleppung von Samen durch Ameisen doch fest.

Lundström und dann Adlerz haben zuerst beobachtet, daß die Samen von Melampyrum pratense und andrer Arten von Ameisen in die Nester getragen und gleichzeitig mit den Puppen in Sicherheit gebracht werden. Nach Lundström handelt es sich dabei um eine Art Mimikry, durch die die Pflanze die Ameisen täuscht und zur Verbreitung ihrer Samen veranlaßt. Diese gleichen nämlich in Farbe, Form und Gewicht durchaus den Ameisenkokons. In ausgedehntem Maße stellte Kerner v. Marilaun eine Verbreitung von Samen durch Ameisen fest. Aus Afrika berichtet Pechuel-Lösche, indem er von dem plötzlichen Auftreten von Gräsern spricht: „Namentlich die kraftvollen Panizeen entwickeln sich überraschend schnell auf Stellen, wo sie zuvor nicht bemerkt wurden. Die emsige Tätigkeit der die Samen sammelnden und verschleppenden Ameisen spielt hierbei eine bedeutende Rolle."

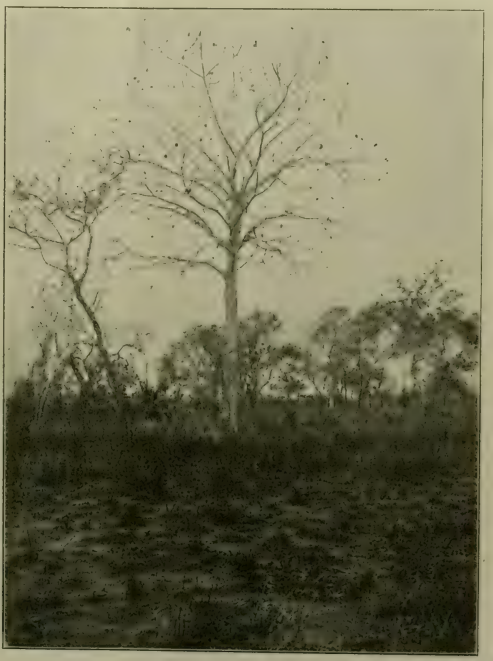


Abb. 80.
Kurzgrasige Baumsavanne (Ostafrika) in der Trockenzeit, mit laubloser, blühender Sterculia spec.
(Zur Verfügung gestellt vom Kolonialwirtsch. Komitee.)

Noch viel merkwürdigere Beobachtungen hat Ule im Amazonasgebiet gemacht. Er fand, daß Pflanzensamen von Ameisen auf Bäumen und Sträuchern angesät und die Pflanzen dann zum Schutz der Ameisennester aufgezogen und gepflegt werden. Solche Kulturen gleichen schwebenden Gärten, die Ule deshalb Ameisengärten genannt hat. Beobachtet man den Bau der Nester und die Pflanzenzucht, so findet man, daß die Ameisen die zarten Wurzeln der aufgehenden Pflänzchen sorgfältig mit Erde umgeben. Beim Heranwachsen der Pflanzen werden dann die Nester immer mehr ausgedehnt. Dabei handelt es sich stets um ganz bestimmte Pflanzen, die außer in Ameisennestern so gut wie niemals angetroffen werden. Biologisch lassen sie sich als Humusepiphyten bezeichnen, deren

Epiphytenmerkmale nicht besonders stark ausgeprägt sind. Sie zeigen stets weniger xerophile Ausbildung als die echten Epiphyten. Ule faßt das Verhältnis folgendermaßen auf: „Diese Ameisen säen und pflegen diese Gewächse, die sonst nicht würden bestehen können, dafür aber ermöglichen sie ihnen den Bau von Nestern auf den Bäumen, die durch die Epiphyten Halt vor den heftigen Regengüssen bekommen und außerdem auch oft vor den sengenden Strahlen der Sonne geschützt sind." Das Zusammenleben dieser Pflanzen mit Ameisen ist deshalb als Raumsymbiose zu bezeichnen. — Für die Landschaft am Amazonenstrom haben die Ameisengärten größere Bedeutung als die übrige epiphytische Pflanzenwelt, weil sie mehr ins Auge fallen. In gewissen Waldstrecken sind die meisten Bäume von diesen lebenden Pflanzenknäueln dicht beladen, die, besonders wenn sie mit ihrer rötlichen Färbung auf großen Mimosen oder zur Zeit blattlosen Bäumen auftreten, einen eigentümlichen Anblick gewähren.

Abb. 81.
Tamarindenbäume (Tamarindus indica).
(Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

Ähnliche Bauten wie die Uleschen Ameisengärten fand ich in Borneo; kuglige, sehr lockre Erdnester von 30—40 cm Durchmesser, die von Epiphyten, hauptsächlich Melastomatazeen und Rubiazeen, durchwuchert waren. Doch glaube ich, daß es sich dabei nicht um Kulturpflanzen der Tiere, wie bei den amerikanischen Ameisengärten, handelt. Dazu waren die Nester zu selten; ich sah sie nur an einer Stelle.

Beziehungen zu Ameisen haben schließlich noch gewisse drüsenartige Gebilde der Pflanzen, die man, weil sie Honig oder zuckerhaltige Flüssigkeit abscheiden, als Nektarien bezeichnet. In fast allen Blüten, die durch Insekten bestäubt werden, treten Nektarien auf dem Blütenboden oder am inneren Grunde der Staub- oder Kronenblätter auf. Da sie bei der Befruchtung eine Rolle spielen, bezeichnet man sie als nuptiale oder sexuelle Nektarien. Ihre Absceidungen sind meist auf die Anlockung fliegender Insekten berechnet. Ähnliche Organe kommen bei einer großen Reihe Pflanzen auch außerhalb der Blüten vor: an der Außenseite der Kronen- und Kelchblätter, an Blütenständen, Laubblättern und selbst Zweigen. Mit der Bestäubung können diese natürlich nichts zu tun haben. Delpino hat sie deshalb als extranuptiale, Kny als asexuelle Nektarien bezeichnet; Caspary weniger treffend als extraflorale. Am häufigsten und weitesten verbreitet treten sie in der Tropenzone auf, und fast überall werden sie reichlich von Ameisen besucht, die der Zuckerlösung nachstellen.

Bei der Erklärung dieser merkwürdigen Gebilde sind zwei Richtungen eingeschlagen worden. Die einen, vor allen Pfeffer und seine Schüler, sehen in ihnen hauptsächlich physiologische Organe, die zur Regelung osmotischen Druckes und damit gewisser Variationsbewegungen der Pflanze dienen. In der Tat finden sich Nektarien nicht selten an Blättern mit periodischen Bewegungen. Bonnier betrachtet die Nektarien als Reservestoffbehälter, eine Ansicht, die jedenfalls ganz unhaltbar ist. Denn die in den Nektarien niedergelegten Reservestoffe sind dem Regen und den Insekten ausgesetzt, gehen für die Pflanze also zum großen Teil verloren. Es kann kaum weniger zu Reservestoffbehältern geeignete Organe geben als die Nektarien. Der einmal ausgeschiedne Zucker wird auch fast nie wieder in die benachbarten Gewebe aufgenommen. Eine dieser gerade entgegengesetzte ältere, schon von Justus Liebig ausgesprochne Hypothese hat Johow wieder betont. Sie faßt den von den Nektarien ausgeschiednen Zuckersaft als Exkret auf, d. h. als weiter nicht verwertbares Nebenerzeugnis des Stoffwechsels, dessen sich die Pflanze zu entledigen sucht. Diese Auffassung teilt auch Francis Darwin für den Adlerfarn (Pteridium aquilinum).

Die zweite Reihe Erklärungen ist ökologisch. Delpino stellt die extrafloralen Nektarien als Anlockungsmittel für Ameisen hin, die den Pflanzen für die gebotne Nahrung Schutz gegen Feinde gewähren sollen. Dieser Deutung schloß sich v. Wettstein besonders für gewisse europäische Kompositen mit extrafloralen Nektarien (z. B. Jurinea) an. Schimper hält seiner ganzen Anschauung nach, die er in der Ameisenfrage geltend macht, Delpinos Erklärung für sehr wahrscheinlich, ohne daß er glaubt, sie durch seine eignen Beobachtungen in Blumenau endgültig bewiesen zu haben.

Gewichtige Gründe sprechen mindestens gegen die Allgemeingültigkeit der Delpinoschen Hypothese. Ist schon für Amerika mit seinen gierigen Blattschneiderameisen die Schutzbedürftigkeit der Vegetation in Zweifel gezogen worden, so darf das wohl für die alte Welt mit noch mehr Recht geschehen. Blattschneidende Ameisen gibt es zwar auch hier; Pechuel-Lösche beobachtete sie in Westafrika aber nur dreimal, und in jedem Falle waren nur die Blätter von Carica papaya in Angriff genommen worden. Gegen andre blattfressende Insekten scheinen Ameisen aber nur in seltnen Fällen als Schutztruppe zu dienen. Ich habe die verschiedensten von Ameisen viel besuchten Kulturpflanzen unter tierischen Schädlingen stark leiden gesehen. Auch nach

Ule gibt es in Amerika zahlreiche Beispiele von Myrmekophyten, die trotz des Ameisenschutzes von vielen Tieren geschädigt oder zerstört werden. Nieuwenhuis v. Uexküll-Güldenbandt kommt für Java nach genauen Untersuchungen einer großen Reihe von Fällen sogar zu dem Schluß, daß Zuckerabscheidung in extrafloralen Nektarien unzweifelhaft sehr nachteilige Folgen habe; im Buitenzorger Garten machte er die Erfahrung, daß häufig gerade durch ihr schlechtes Aussehen auffallende Stöcke sich als Pflanzen mit extrafloralen Nektarien erwiesen. In manchen Fällen bedeuten die angelockten Ameisen aber nicht nur keinen Schutz, sondern beteiligen sich selbst noch an der Zerstörung wie bei der Orchidee Spathoglottis plicata und der Melastomatazee Memecylon floribundum, die nicht nur an der Außenseite des Kelches Honig abscheidet, sondern an den Blatträndern auch noch ein besondres Futtergewebe erzeugt, das stets von Ameisen verzehrt wird. Der genannte Forscher faßt seine Beobachtungen in folgendem Ergebnis zusammen: „Die in diesem Kapitel angeführten Beispiele zeigen zur Genüge, daß, wie die Verhältnisse gegenwärtig für die Pflanzen im indischen Archipel liegen, eine extraflorale Zuckerausscheidung für sie in den günstigsten Fällen nutzlos, in anderen sogar äußerst nachteilig ist. Die große Verbreitung, welche einige dieser Pflanzen trotzdem besitzen, spricht allerdings dafür, daß die schädlichen Folgen der Sekretion bei diesen durch andere günstige Umstände geschwächt oder aufgehoben werden müssen; doch ist der Fall immerhin denkbar, daß eine Art infolge ihrer Honigausscheidung in ihrem Bestehen so schwer beeinträchtigt wird, daß sie allmählich zugrunde geht."

Abb. 82.
Baritofluß in Borneo mit Sagopalmen (Metroxylon) und schwimmendem Uferbesatz von Monochoria vaginalis. (Nach einer Aufnahme von Frau Mertens.)

Ob nun als Gegenanpassung, ob aus Zufall — d. h. außer Zusammenhang mit der Ameisenfrage —: manche Pflanzen geben die Sekretionstätigkeit ihrer Nektarien auf sehr eigentümliche Weise auf: In dem Drüsengewebe bereits ganz junger Nektarien wuchert ein parasitischer Pilz, der die Drüsen schwarz färbt und die Honigausscheidung verhindert. „Hierdurch wird aber ihr nachteiliger Einfluß aufgehoben und die Pflanzen werden nicht mehr um ihretwillen von so vielen Schädlingen aufgesucht. Sehr auffällig war diese Erscheinung bei Hibiscus rosa-sinensis und den Hybriden dieses Strauchs. Das auf dem Hauptnerv der Blätter befindliche Nektarium erscheint äußerlich wie ein schwarzer, scharf begrenzter Strich. Nur sehr selten beobachtete ich

Ameisen auf diesen Sträuchern, sie stachen aber auch durch ihr unverletztes Aussehen von vielen andern Malvazeen vorteilhaft ab. Der gleiche Pilz bewohnt auch die Nektarien des überall verbreiteten Baumes Hibiscus tiliaceus, der zur Zeit meiner Beobachtung ebensowenig wie die vorige Art seiner Nektarien wegen von Schädlingen aufgesucht wurde. Hibiscus Geroldianus, H. vulpinus und einige Gossypium-Arten, deren Nektarien vom Pilze nicht bewohnt wurden, hatten stark von Käfern, Wanzen und Larven zu leiden."

Abb. 83.
Verhau von starken und schwächeren Lianen im borneanischen Urwald.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine andre Auffassung vertritt Kerner. In seinem Buche „Schutzmittel der Blüten gegen unberufne Gäste" stellt er auch die extrafloralen Nektarien als solche hin. An dem Beispiel von Impatiens tricornis sucht er zu beweisen, daß die Honigausscheidung an den Laubblättern dazu diene, Ameisen von dem Blütenhonig abzuhalten, da sie zur Bestäubung ungeeignet sind. Die Kernersche „Ablenkungshypothese" hat nur wenige Anhänger gefunden, wie Aufrecht. Ich selbst habe in den Tropen Ameisenbeobachtungen mit Vorliebe angestellt und bin in Kamerun für gewisse Fälle — damals ohne Kenntnis der Kernerschen Hypothese — auf denselben Gedanken wie Kerner gekommen. Meinen Schluß zog ich aus der Lage der extrafloralen Nektarien, was Schimper allerdings für unzulässig erklärt; ich weiß nicht, warum. Wenn wir uns die Entstehung eines Organs durch Zuchtwahl denken können, so können wir ebensogut annehmen, daß die Innehaltung eines bestimmten Ortes selektiv festgelegt sei. Die Kernersche Ablenkungshypothese halte ich für richtig, ohne sie deshalb für all-

gemeingültig erklären zu wollen. Aber weil sie nicht allgemeingültig ist, was übrigens schon Kerner selbst ausgesprochen hat, trifft auch der Einwurf Warburgs gegen sie nicht zu: „Welche enormen Quantitäten Zucker müßten abgeschieden werden, um die Ameisen derart zu versorgen, daß sie nicht mehr das Bedürfnis fühlen, nach neuen ergiebigen Quellen zu suchen!“ Der Einwand ist so allgemein gar nicht zu machen, weil in vielen Fällen, wie bei Helicteres, bei Markhamia und andern Bignoniazeen die Notwendigkeit der Ablenkung für die einzelne Blüte nur wenige Stunden dauert; nach dieser Zeit welken sie schon und sind nicht mehr bestäubungsfähig. Für diese Zeit reicht aber die extranuptiale Honigabscheidung auch aus. Die Kernersche Ablenkungshypothese kann nicht zutreffen für Farne mit asexuellen Nektarien, deren es eine ganze Anzahl gibt, wie Pteridium aquilinum, Drynaria Linnaei (reichlich!), D. quercifolia, D. rigidula, Polypodium heracleum, P. Meyenianum.

Nieuwenhuis-Üxküll hält den Einwand Warburgs und die Tatsache, daß asexuelle Nektarien auch bei windblütigen Pflanzen auftreten, zur Ablehnung der Kernerschen Hypothese für ausreichend. Auf Grund zahlreicher eigner Untersuchungen kommt er aber zu dem Resultat, daß auch die Delpino-Schimpersche Schutzhypothese nicht zutreffe.

Mit den extranuptialen Nektarien am besten zu vergleichen sind wohl Wachsdrüsen, die bei einer großen Anzahl von Ficus-Arten vorkommen, wenn sie auch kaum einen Zusammenhang mit Ameisen haben. Renner, der diese Drüsen genauer untersucht hat, fand sie in den Nervenwinkeln der Blätter, am Grunde des Mittelnervs, auch an den Zweigen neben der Ansatzstelle der Blattstiele. Über ihre Bedeutung weiß man noch nichts. Für eine physiologische Begründung dieser Art der Wachsausscheidung fehlt jeder Anhaltspunkt, ebenso aber für eine ökologische Erklärung.

VI.

Charakterformen unter den tropischen Pflanzen.

Das eigenartige Aussehen der tropischen Vegetationsformationen liegt nicht zum wenigsten begründet in der Wuchsform ihrer Bestandteile. Bevor wir die Pflanzengenossenschaften darstellen, sollen deshalb die Hauptcharakterformen der tropischen Gewächse geschildert werden. Manche von ihnen gehen zwar stellenweise, einige sogar allgemein über die von uns gezognen Grenzen der Tropenzone hinaus, erlangen aber in den Tropen ihre Hauptbedeutung als Bestandteil der Vegetation.

1. Zellenpflanzen.

Die niederen Gewächse der Algen, Pilze, Flechten und Moose können das Vegetationsbild stark beeinflussen; die ersten drei Gruppen hauptsächlich durch Farbengebung. Im tropischen Tiefland treten gerade sie aber sehr zurück. In feuchteren Gegenden spielen Algen und Flechten eine Rolle als Blattbewohner (Epiphyllen). Pilze, für die im tropischen Urwald die Daseinsbedingungen wie geschaffen erscheinen, sind wohl massenhaft vorhanden, aber nur in kleineren Formen. Die „Schwämme“

dagegen, die dem Waldboden bei uns häufig so farbige Abwechslung geben, fallen im Tropenwalde viel weniger auf. Daran kann auch die Tatsache nichts ändern, daß Beccari in Borneo einmal an einem Tage 49 Pilzarten gesammelt und im ganzen dort mehr als 90 verschiedne Agaricus-Arten gefunden hat. Dem suchenden Botaniker werden sie nicht entgehen, für die farbige Belebung des Waldbodens sind sie aber von geringer Bedeutung. Dieses Urteil bestätigen alle Tropenreisenden, aus dem brasilianischen Urwald selbst ein Pilzforscher wie Möller. „Dort gibt es nichts, was sich mit den bunten Trupps unsrer zahlreichen Hutschwämme des Waldbodens vergleichen ließe."

Da die Moose nicht zu den hohe Wärme liebenden Pflanzen gehören, so treten sie in den Tropen erst in den kühleren Bergregionen auf, hier allerdings in einer Massenhaftigkeit, daß man wegen der dichten Bedeckung aller Stämme und Zweige mit Moosen von „Mooswäldern" spricht. Als besondre Wuchsform kommen die „Hängemoose" zu starker physiognomischer Geltung. Auf derben Blättern, wagrechten oder schräg aufsteigenden Ästen und Zweigen sind die abgeflachten „Kriechersprosse" mit Rhizoiden befestigt. Beim Hinüberwachsen über den Rand gehen sie in die zierlicher gebauten, infolge Anliegens ihrer Blätter dünneren „Hängesprosse" über, die oft lang herabwallende, zarte Schleier bilden. Arten von Barbella, Papillaria, Meteorium, Aerobryopsis, Floribundaria, Aerobryidium, Meteoriopsis, Aerobryum wachsen so.

2. Farne und Gymnospermen.

So wenig die Farne auf die Tropen beschränkt sind — kommen sie doch mindestens überall da auf der Erde vor, wo sie Wald trägt — so bedeutungsvoll sind sie doch für die heiße Zone. Allerdings wird nicht gerade durch die Wärme eine Anhäufung der Farne in den Tropen herbeigeführt. Die Temperatur kommt erst in zweiter Linie, und ihre Gleichmäßigkeit ist wichtiger als ihre Höhe. Die größere Rolle spielen die Niederschläge: erst von 200 cm jährlichem Regenfall an setzt die ganze Fülle der Farnvegetation ein. Mit Ausnahme einer Anzahl streng angepaßter Xerophyten sind die Farne als mesotherme Hygrophyten zu bezeichnen. Ihre Hauptentwicklung erreichen sie — wie die Moose — deshalb auch nicht im tropischen Tiefland, sondern erst in gewissen Höhenlagen, in denen Gebirgswald oder eine fast ständige Wolkenbedeckung des Himmels dem Schattenbedürfnis dieser Pflanzen entgegenkommt. Die obere Höhengrenze der Farne in den Gebirgen geht im allgemeinen so weit, wie der Wald und das alpine Buschwerk steigt. Doch auch über der Baum- und Strauchgrenze findet sich noch eine Anzahl streng angepaßter xerophytischer Farne, so auf den Rücken und Hochflächen der Anden bei 4000 m. Besonders reich und üppig ist das Farnleben in den alpinen Mooswäldern der Tropen, und noch bei 3000 und mehr Meter Höhe bilden zuweilen Baumfarne oder stattliche Blechnum-Arten die letzten größeren Gewächse.

Die Wuchsform der Farne zeigt große Mannigfaltigkeit: von moosartiger Rasenbildung durch die Staudenform, die Form der Kriecher und Schlinger bis zum Aufbau stattlicher Bäume. Die kleinsten und zierlichsten Farne gehören zur Familie der Hymenophyllazeen (Hautfarne), deren meiste Arten epiphytisch sind. Auf den zwirnfadendünnen, verzweigten, kriechenden Stämmchen sitzen, mit ebenso dünnen

Stielen, häufig zweizeilig gestellt, die häutchendünnen, nicht selten haarfein zerschlitzten Blätter „und bilden schleierartige, von Tautropfen ewig beperlte Kissen: die Hymenophyllen in matten bräunlichen Tönen, die Trichomanes oft in kräftigem Dunkelgrün, hier und da von glänzend azurnen Reflexen überhaucht". (Christ). Am Rande, als Verlängerung der Blattnerven, tragen die Hymenophyllazeen taschen- oder glöckchenförmige Gebilde, die Sporenbehälter. Die dichten, gleichmäßigen Kissen oder Rasen bedecken zuweilen größere Stellen des Waldbodens, öfter aber tiefbeschattete Stämme und Äste, von denen die längeren Formen auch wie Behänge herabfließen.

Abb. 84.
Savannenwald bei Daressalam mit Farnen (Polypodium) als Bodenvegetation. Helle, rissige Stämme; dünne Lianen. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Diese Pflanzen besitzen keine Wurzeln, sondern sind nur mit haarartigen Gebilden an der Unterlage befestigt. Daher nehmen ihre Blätter das Wasser unmittelbar aus der Luft auf, wie Giesenhagen gezeigt hat, der die Hymenophyllazeen geradezu „Wasserpflanzen des festen Landes" nennt. Nur wenige Arten dieser Familie überschreiten die Tropengrenze.

Schon unter diesen zarten Gebilden tropischer Pflanzengestaltungskunst gibt es kletternde Formen, die mit mehrere Meter langem schnurförmigem Stamm als Spreizklimmer in die Büsche und Baumkronen steigen, die zierlich vielgeteilten Blätter seitlich ausbreitend. Mehr und kräftigere Kletterformen finden sich unter den höheren Farnen. Auch hier treten zunächst Spreizklimmer auf, so vor allen die Gattung Gleichenia, oft mächtige Dickichte bildend, die ebenso zierlich aussehen, wie sie undurchdringlich sind. Von den Knoten gehen rechtwinklig wiederum geteilte Zweigeaus, die auf der benachbarten Holzvegetation lasten. Die glänzenden, glasartig scharf brechenden Spindeln bilden so ein etagenartig aufgebautes, blaßgrünes Verhau, das man nur umgehen, nicht durchbrechen kann. In ähnlicher Weise, aber mit hakigen Stacheln, klettern einige amerikanische Odontosoria-Arten, die sich auf den

Antillen zu den undurchdringlichen „Bramblefern"-Dickichten vereinigen. Auch diese Farne bilden stark verzweigte Spindeln und gleichen mit ihren kleinen, reich zerteilten Blattfiedern in der Tat blattlosen tropischen Brombeerarten.

„Windende Farne, deren Achsen sich schraubig um die Stützen legen, sind Blechnum volubile, im warmen Amerika, bei dem auch die Blattstiele zum Winden befähigt sind; ferner die ziemlich artreiche Gattung Lygodium, der eigentliche Schlingfarn par excellence, die in den Tropen der alten und neuen Welt zu Hause ist, aber mit einigen Arten weit ins kalte Gebiet eindringt. Die Lygodien sind gewaltige Schlinger, aus deren dünnem Stiel sich eine unendlich verzweigte und verwickelte, viele Meter lange Masse prachtvoll doppelt gefiederter oder handförmig geteilter Zweige in die Baumkronen schlingt und aus ihnen wieder herabfällt, und deren Spindeln und Blattstiele sich um ihre Nachbarn winden. Manche Arten erreichen eine ideale Schönheit unter den Farnen, was etwas sagen will." (Christ.)

Abb. 85.
Baumfarne (Cyathea spec.) im Urwald bei Amani (Ostafrika).
(Aufnahme von Dr. H. Prell.)

Weit größer als die Zahl dieser kletternden ist die der epiphytischen Farne, deren Rhizome auf der Rinde der Stämme und Äste hinkriechen, entweder grade oder spiralig, mit kleinen Haftwurzeln sich anklammernd. Hierher gehören zahlreiche Arten von Polypodium, Davallia, Elaphoglossum, Oleandra usw. Von dem kleinen epiphyllisch lebenden Asplenium holophlebium bis zur schiffstaustarken Stenochlaena palustris sind alle Übergänge vorhanden.

Nicht so formenreich ist die Gruppe der epiphytischen Nest- und Nischenfarne wie Asplenium nidus und einige nahe verwandte Arten, Platycerium und Drynaria. Doch treten die Drynarien, vor allen aber Asplenium nidus in den gesamten Tropen der alten Welt häufig auf.

Mehr staudenartig wachsen die meisten Bodenfarne (Abb. 84). Sie haben gewöhn-

lich ein aufsteigendes oder aufrechtes Rhizom mit stark gestauchten Internodien und dicht spiralig gestellten Blättern. Die bei uns heimischen Farne, z. B. der Wurmfarn (Nephrodium filix mas) und der Rippenfarn (Blechnum spicant) vergegenwärtigen diesen Typus. Selten verzweigt sich bei ihnen die Achse strauchig (Oleandra) oder erhebt sich nach Art der Baumfarne aufrecht zu einiger Höhe über dem Boden, wie es schon unser Straußfarn (Struthiopteris germanica) in geringem Maße zeigt. Reinecke berichtet, daß auf Samoa Pteris patens kurzstämmig sei und mehrere Aspidium 15 bis 20 Fuß hohe Stämme besäßen. Blechnum tabulare auf Juan Fernandez und in Brasilien erzeugt einen meterdicken Stamm.

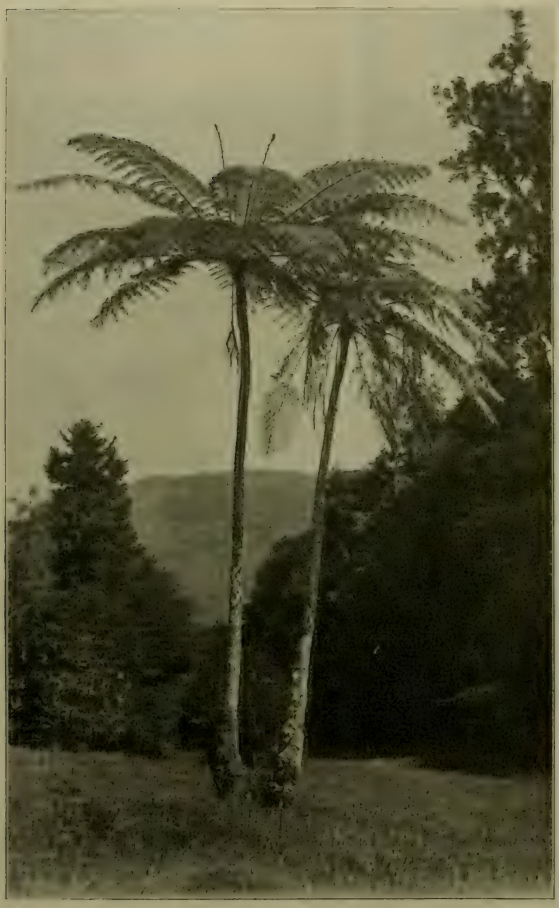


Abb. 86.
Baumfarn (Alsophila spec.) auf Java. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Die Hauptmasse der Baumfarne stellt aber eine bestimmte Familie, die Cyatheazeen (Abb. 85 u. 86). Der feste unbiegsam-starre Stamm steigt in der Regel unverzweigt in die Höhe. Er besitzt zuweilen, z. B. bei Hemitelia-Arten, auch Seitenknospen, die neben der Blattbasis inseriert sind. Sie entwickeln sich aber nur selten zu Ästen, was sie nur könnten, solange sie noch in der wachsenden Zone liegen. In späterer Zeit, d. h. als ruhende Knospen noch zu Ästen auszuwachsen, ist ihnen unmöglich wegen der geringen Zahl ihrer Leitungsbahnen, die des mangelnden Dickenwachstums wegen nachträglich nicht vermehrt werden kann. Der Stamm der Baumfarne ist mit spiralig gestellten Blattnarben bedeckt, wenn sich die Blätter ganz an ihrem Grunde glatt ab-

gliedern, im andern Falle mit den bleibenden, struppig abstehenden Blattstielresten. Die Höhe der Farnstämme kann bis zu 20 m und mehr, ihr Durchmesser bis zu 1 m erreichen. Ihre Farbe ist fast stets ein tiefes Schwarzbraun, dessen Kontrast mit dem lebhaften Grün des Laubes, neben der seltsamen Form dieser Pflanzen überhaupt, ihnen eine hohe physiognomische Bedeutung für das tropische Landschaftsbild sichert. Die Blätter bilden an der Spitze des Stammes eine dichte Schirmkrone und neigen ihre Spitzen in leichtem, gefälligem Bogen abwärts. Im Verhältnis zur Schlankheit des Stammes erreicht die Krone oft mächtige Ausbreitung, bis 10 m Durchmesser. Die ganze Pflanze erhält dadurch ein palmenartiges Aussehen, übertrifft die Palmen aber an Zierlichkeit infolge der vielfach zerteilten, wie schleierartig durchbrochnen Blattspreite. Auch ist die Krone der Baumfarne stets viel mehr schirmartig abgeflacht wie bei den Palmen. Die kräftigen Blattstiele sind nicht selten durch Haarschuppen geschützt, die bis 3 cm Länge erreichen, bald dünn, schlaff und gekräuselt, bald skariös und hart sind und von Silberweiß bis zum tiefem Schwarz in allen Farben prangen. Weit verbreitet ist auch Stachelbewehrung der Blattstielbasen und nicht selten auch des Stammes.

Noch gänzlich ungeklärt ist Natur und Sinn der sogenannten Aphlebien, Adventivfiedern, Erstlingsfiedern, Zusatzfiedern, am Grunde der Blattstiele mancher Baumfarne. Sie stellen sich gewöhnlich als regellos haar-, algen- oder trichomanesförmig zerschlitzte Nebenblattgebilde dar, wie bei Hemitelia capensis, H. riparia und setosa in Brasilien; bei Alsophila ramispina auf Borneo sind sie dornig verdickt. Die Aphlebien von Cyathea Boivini der Comoren und C. Beyrichiana in Paraguay zeigen Übergänge zu regelmäßiger Fiederung, aber stets mit sehr kleinen Abschnitten. Während diese Bildungen bei fossilen Farnen der Steinkohlenzeit sehr häufig sind — man hat sie eine Zeitlang alle unter dem Gattungsnamen Aphlebia zusammengefaßt —, sind heute nur noch wenige Farne mit Aphlebien ausgestattet. Sie stehen am Grunde des ganz jungen, noch gänzlich eingerollten Farnwedels schon vollständig ausgebildet. Buscalioni hat sie als Schutzmittel gegen Regen in Anspruch genommen; Potonié teilt ihnen als Aufgabe allgemein den Schutz der jungen Wedel zu und, im Anschluß an Goebel, die Aufnahme von Tau; denn gerade die in schnellem Wachstum befindlichen Farnwedel bedürften großer Mengen Wassers. Daß die Funktion der Aphlebien im Dienste der jungen, im Aufwachsen begriffnen Wedel steht, wird, wie Potonié mit Recht betont, durch ihre leichte Abfälligkeit bewiesen. Man könnte vielleicht noch daran denken, daß sie ähnliche Aufgaben erfüllen, wie sie Raciborski der Vorläuferspitze der Blätter, ferner den Brakteen, Nebenblättern und Ranken der jungen Windesprosse zuschreibt. (Vergl. S. 345).

Neben den bisher genannten Farnen, die meist schon eines nicht zu geringen Maßes von Feuchtigkeit bedürfen, beherbergt das Tropengebiet selbst einige submerse, d. h. unter Wasser lebende Formen. Der bekannteste ist Ceratopteris thalictroides, ein „Unkraut" der nassen Reisfelder und ein Bewohner seichter Tümpel oder langsam fließender Bäche, vom Panjab bis Japan und Australien, in Ost- und Westafrika, von Mexiko und Westindien bis Brasilien. Es finden sich unter den zahlreicheren submersen Phanerogamen wenige so durchaus für das Wasserleben angelegte Gestaltungen.

Wie schon erwähnt, gibt es unter den Farnen aber auch äußerste Xerophyten, die dünnbewaldete oder offne Gebiete, auch die Gebirge über der Waldgrenze, bewohnen. Ihre gemeinsamen Züge sind nach Christ große Unabhängigkeit vom Humus, stark entwickeltes Wurzelsystem, oft rosettig gestauchter Wuchs, harte, polierte Achsenteile und Spindeln, kleine, reichlich durch Haare und Schuppen geschützte Laubteile. Sehr häufig ist auch der Kopf des Rhizoms mit einem Schopf von Haaren oder Schuppen bedeckt, welche die in der Knospenlage befindlichen Blätter völlig einhüllen. Alle diese Eigentümlichkeiten zeigen aufs beste die Gattungen Cheilanthes, Adiantopsis und Notholaena, die in ihrem ganzen weiten Verbreitungsgebiet physiognomisch übereinstimmend auftreten. In Südbrasilien ist die feinst zerteilte und kleinstfiedrige aller Formen zu Hause, Adiantopsis dichotoma. „Wie ein Schleier, wie ein Hauch hängt die tausendfach zerteilte Spreite an den purpurnen, haardünnen, aber elastischen Spindeln und Rippen." Die Blätter mancher Cheilanthes-Arten sind unterseits dicht mit gelbem oder weißem Wachs bedeckt, so Ch. farinosa, die von Ostasien durch Indien und Afrika bis Mexiko geht. Andre, wie Ch. Matthewsii, Ch. andina, führen durch starke Einkrümmung der Ränder und Spitze der Fiederblättchen eine Oberflächenverringerung herbei. Höchst eigenartig ist die Gattung Aneimia, die hauptsächlich der brasilianischen Kamposflora angehört: zum Teil von sehr kleiner Wuchsform und ausgezeichnet durch starken, oft drüsigen Haarschopf des Rhizoms. Der augenfälligst xerophytische Farn der alten Welt ist wohl Actiniopteris radiata, ein kaum handhohes Pflänzchen mit strahlig zerteilter Spreite von schmalen, drahtartig starren, fast stechenden Abschnitten. Er kommt im dürrsten Wendekreisklima vor: auf den Capverden, an der ostafrikanischen Küste, in Vorderindien, und ist gegen unbegrenzte Austrocknung nicht empfindlich.

Abb. 87.
Polypodium squamulosum, epiphytischer Farn.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Auch die schon beschriebnen kletternden Gleichenia-Arten sind Xerophyten; keine Humus-, sondern Sand-, Laterit-, Geröllpflanzen, die offne Stellen besiedeln und mit der vollen Sonne kämpfen. Ökologisch und physiognomisch stehen sie neben unserm Adlerfarn, der ja auch in den Tropen vorkommt und gleiche Örtlichkeiten bewohnt. Sie bevorzugen größere Höhenlagen, so auf den Sundainseln und Philippinen. In den Anden und in Costarica sind sie eigentliche Gebirgspflanzen; doch finden sie sich auch in den trockneren Gebieten Nordaustraliens, Südafrikas, Südbrasiliens und Südchiles häufig. Dem Innern des äquatorialen Regenwaldes sind diese Lichtfarne völlig fremd.

Auch eine „nivale" Farngattung gibt es, Jamesonia, die in den Anden über

3500 m Höhe auftritt. Sie zeigt sehr langsames Wachstum: 20 cm hohe Stöcke sind vielleicht 20 Jahre alt. Sie bieten ein so merkwürdiges Aussehen, daß sie kaum noch als Farne wiederzuerkennen sind, vor allen Jamesonia nivea, die Goebel folgendermaßen schildert: „Die Blätter dieser Pflanze weichen weit ab von dem Bilde, das man sich sonst von einem Farnblatt zu machen pflegt. Sie entspringen einem dünnen, kriechenden Rhizom, ihr oberer Teil ist dicht in weiße Haare gehüllt, während die älteren Teile unten kahl werden. Sie sind einfach gefiedert und die Fiederblättchen horizontal und so dicht übereinander angeordnet wie die Münzen in einer Geldrolle. Der Rand jedes Fiederblättchens ist stark nach unten eingekrümmt, so daß unter jedem eine windstille Kammer entsteht, in der die Spaltöffnungen liegen. Dazu kommt das dichte Haarkleid, so daß ein so organisiertes Blatt nicht viel Wasserdampf abgeben kann und auch vor rascher Abkühlung geschützt ist."

Baumfarne fehlen in ausgesprochen trocknen Gebieten nicht ganz. Sie zeichnen sich dann durch gedrungnen Wuchs, ledrige Blätter und starke Beschuppung aus; so Alsophila arbuscula, Cyathea Gardneri u. a. im südbrasilianischen Kamposgebiet.

Selbständige Formationen bilden Farne nirgends; nur in beschränkten Gruppen, ja in punktförmiger Zerstreuung sind sie als Bestandteile andrer Formationen verbreitet. Die baumartigen Formen treten zuweilen wohl in waldbildenden Massen auf, meist jedoch nur in Horsten, die sich in besonders geschützten, feuchten Kesseln des Regenwaldes, aber auch auf Gebirgskämmen ansiedeln. Ausgedehnte Farnbestände bieten namentlich die gemäßigten Länder der Südhalbkugel, Neuseeland und Australien. Sie setzen sich in der Regel aus mehreren Arten zusammen wie Dicksonia antarctica, Alsophila antarctica, Hemitelia Smithii, Cyathea medullaris, Cyathea dealbata u. a. mehr. In Brasilien tritt Alsophila armata sehr gesellig auf. Die Gebirgsschluchten des malaiischen Gebietes sind mit ausgedehnten Baumfarndickichten besetzt, über denen die Kronen der Waldbäume einen zweiten Wald bilden. Aber auch über der Waldgrenze, z. B. auf Celebes bei 2500 m, setzen sie mit Pandanazeen krummholzartige Bestände zusammen und spielen physiognomisch eine sehr wesentliche Rolle. Ermöglicht wird diese alpine Farnvegetation durch die fast immerwährende Wolkendecke, die die Gipfel einhüllt, Strahlung und Austrocknung verhindert und die Temperatur mildert.

An offnen, trocknen Stellen erscheinen die schon geschilderten Gleichenia-Dickichte und Bramblefern-Bestände, denen sich der Adlerfarn, Pteridium aquilinum, anreiht. Mit petasitesartigen Beständen vergleicht Christ das gesellige Auftreten von Dipteris conjugata in der Malaya und D. Wallichii in Assam, meist auf freien Graten am oberen Waldrande. In Massen finden sich nicht selten, besonders im malayischen Gebiet, die lianenartig kletternden Farngattungen Stenochlaena und Lygodium. — Die Teppiche und Behänge der Hymenophyllazeen wurden schon geschildert.

Weit weniger als die Farne treten in den Tropen die Lykopodiazeen hervor, doch sind sie von größerer Bedeutung als im gemäßigten Klima. Lycopodium cernuum findet sich an lichten Waldstellen recht häufig. Andre Arten von Lycopodium, auch von Psilotum, sind stellenweis häufige Epiphyten, die in meterlangen Troddeln oder Schleiern von den Baumästen herabfallen. Den Waldboden bedeckt eine Fülle

der zierlich zerteilten, bräunlichen, heller oder dunkler grünen, oft metallisch glänzenden Selaginella-Arten.

Gehen wir in der Reihe der Pflanzenklassen weiter, so folgt die geologisch sehr alte Gruppe der Cykadazeen. Bei ihnen waren die Variationsmöglichkeiten offenbar geringer als bei den Farnen. Für systematische Neugestaltung reicht heute ihre Lebenskraft nicht mehr aus. Wo sie auftreten, bilden sie allerdings einen sehr wirkungsvollen Einschlag im Vegetationsbilde. Ihrer Wuchsform wegen sollen sie im Anschluß an die Palmen näher besprochen werden.

Von den Koniferen gehen Podocarpus und einige kleinere Gattungen der Taxazeen, ferner Agathis in die tropischen Gebirge und auch Tiefländer hinein. Auf Sumatra wachsen sogar Kiefern. Wenn wir den Koniferen eine Bedeutung für die Tropenvegetation zuschreiben wollen, so ist es, zumal bei der Gattung Pinus, eigentlich die eines Mißtons.

3. Monokotyledonen.

Die Palmen.

Die Monokotyledonen stellen die eigenartigsten Vertreter tropischer Vegetation. Unter ihnen beanspruchen die Palmen die Hauptaufmerksamkeit. Im Gegensatz zu den Farnen sind die Palmen — wenigstens die stammbildenden — echte Sonnen-

Abb. 88.
Livistona-Allee in Buitenzorg (Java). (Nach einer Originalphotographie.)

pflanzen. Im Offnen entwickeln sie sich am mächtigsten, „und nur, wenn das grelle Licht der Tropensonne von den glitzernden Fiedern und Fächern zurückstrahlt und die meist hellen Säulenstämme in Licht gebadet sind, kommt ihre Schönheit zur vollen Wirkung.“ (Haberlandt.)

Die normale Form der Palmen ist die des unverzweigten, mit einem in der Größe sehr wechselnden Blätterschopf gekrönten Säulenstammes (Abb. 88). Im Alter ist er durch die Narben der abgefallnen Blattscheiden oft dicht geringelt, in vielen Fällen aber wie manche Farnstämme von den struppig abstehenden Blattstielresten verunziert, bis diese zuletzt abfallen. Der Palmenstamm kann eine Höhe von 30 bis 40 m (Cocos), selbst 50 m (Mauritia) und einen Durchmesser bis $^1/_2$ m (Borassus, Corypha, Oreodoxa), ja bis über $^3/_4$ m (Metroxylon Rumphii) erreichen. Von dieser Mächtigkeit gibt es Übergänge bis zu den bleistiftstarken „Rohrstämmen“ der Geonoma- und der als Gewächshauspflanzen häufigen Chamaedorea-Arten. Bei diesen zeigen die Blattnarben größeren Abstand. Strecken sich die Internodien noch mehr, und nimmt die Länge des Stammes im Verhältnis zu seiner Dicke so zu, daß er sich nicht mehr selbständig aufrecht halten kann, sondern der benachbarten Vegetation als Stütze bedarf, so ergibt sich die von Mohl als „Calamus-Stamm“ (Abb. 44) bezeichnete Form. (Kletterpalmen, Rotangpalmen, spanisches Rohr). Sie erreicht oft kaum die Dicke eines Fingers, selten die eines derben Stocks bei 100 und mehr Metern Länge. Loureiros Angabe, daß Calamus rudentum mehr als 500 Fuß lang werde, ist aber wohl übertrieben.

Abb. 89.
Wallichia disticha mit zweizeilig gestellten Blättern.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Zuweilen treten örtliche Anschwellungen des Palmenstammes auf, am häufigsten am Grunde wegen der noch zu besprechenden Ausbildung einer Fundamentknolle

für den Stamm, besonders auffällig z. B. bei der Königspalme (Oreodoxa regia, Abb. 90). Bei der Gattung Borassus findet sich meist eine Ausbauchung in oder über der Mitte des Stammes (Abb. 91). Eine der merkwürdigsten Schaftbildungen zeigt Sabal Blackburneana von den Bermudasinseln: der Stamm hat sanduhrförmige Einschnürungen aufzuweisen, wodurch er ein perlschnurartiges Aussehen gewinnt.

Nicht immer sind die Palmenstämme — bis auf die Blattnarbenringe — glatt, sondern zuweilen mit starken Stacheln bewehrt. Bei allen Arten der von Mexiko bis Südbrasilien verbreiteten Gattung Astrocarya treten diese über den Knoten zu Kränzen zusammen, die im jugendlichen Zustande von den Blattscheiden umschlossen und dem Stamm fest angedrückt sind und erst nach dem Abfallen der Blätter durch schwellpolsterartige Vorrichtungen spreizen. Nicht nur an den Knoten, sondern auch auf den Zwischengliedern mit kräftigen, kegelförmigen, aus dem Stamminnern hervorbrechenden Dornen besetzt ist die südamerikanische Mauritia flexuosa. Eigentümlich ist die Bewehrung der ebenfalls tropisch-amerikanischen Gattung Acanthorrhiza: während die aus den untersten Stammringen entstehenden Adventivwurzeln abwärts wachsen und zu normalen Ernährungswurzeln werden, bilden sie sich weiter oben am Stamm zu abstehenden, verzweigten Dornen um (Abb. 92.)

Abb. 90.
Junge Königspalmen (Oreodoxa regia) mit einer Grundknolle am Stamm. (Nach einer Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine andre Art von Unebenheit weist der mit nicht sehr treffendem Namen als „blattnarbig" bezeichnete Palmenstamm auf. In schönster Ausbildung findet er sich bei der brasilianischen Carnaubapalme, Copernicia cerifera. Die Internodien sind hier sehr kurz, und die Reste der infolgedessen dicht spiralig zusammengedrängten Blattstiele bleiben am Stamme stehen, aber, wie es scheint, nur bis zu einem gewissen Alter des Baumes. Hat er dieses erreicht, so werden die Blattstielhöcker immer kürzer und fallen auch bald ab, so daß die erwachsnen Stämme eine glatte obere Hälfte aufweisen.

Verzweigte Palmen finden sich selten. Gelegentlich und jedenfalls meist als Folge von Verletzung wächst wohl einmal der Achselsproß eines längst abgefallnen

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Partie aus dem botanischen Garten in Buitenzorg mit Wasserpflanzen und Palmen

(Nach einer Photographie)

Blattes aus. So kommt auf etwa eine Million Exemplare eine verästelte Kokospalme. Regelmäßige Kronenverzweigung, nach Schoute echt dichotomischer Art, findet sich nur in der afrikanischen Gattung Hyphaene (Abb. 26). Daß dieses Verhalten, welches auch Pandanus und mehreren Liliazeen-Gattungen zukommt, auf einen verwandtschaftlichen Zusammenhang der Palmen mit diesen Monokotylen Gruppen hindeute, wie Haberlandt glaubt, erscheint mir sehr zweifelhaft. Die ähnliche Verzweigungsweise von Hyphaene und Pandanus beruht, wie im Abschnitt über die Pandanazeen gezeigt werden soll, auf dem Fehlen des sekundären Dickenwachstums, und bei den Liliifloren scheint sie andrer Natur zu sein. Zudem verzweigen sich die Baumfarne ähnlich wie Palmen und Pandanazeen, ohne daß man dabei an verwandtschaftlichen Zusammenhang denken wird.

Häufig tritt bei Palmen Ausläuferbildung, d. h. seitliche Verästlung unter oder unmittelbar über der Erdoberfläche auf, wohl bei fast allen gesellig wachsenden Arten, z. B. von Raphia, Chamaedorea, Metroxylon, Geonoma, Phoenix (Abb. 30) und andren.

Dem Palmenstamm ist kein nachträgliches Dickenwachstum eigen wie den Stämmen der Dikotylen und Nadelhölzer. Schon in der ersten Jugend muß deshalb die noch ganz gestauchte Hauptachse jene Dicke erreichen, die dem Stamm endgültig zukommt. Jahrelang verbreitert sie sich erst durch dicht über einander entwickelte Blätter, so daß sie ein knollenartiges Aussehen erlangt (Abb. 90). Die Hauptwurzel stirbt, wie bei allen Monokotylen, bald ab, und es treten zahlreiche Adventivwurzeln (Abb. 93) aus der Grundknolle hervor, die sie im Boden befestigen.

Abb. 91.
Borassus spec. (Ostafrika) mit bauchiger Anschwellung oberhalb der Stammitte.
Zur Verfügung gestellt vom Kolonialwirtschaftl. Komitee, Berlin.
(Aufnahme von Geh.-Rat Dr. W. Busse.)

Die Iria-Arten, die oberflächlich keimen, beginnen bald einen dünnen Stamm zu bilden, den sie mit langen, dünnen Adventivwurzeln strebenartig stützen. Da nun hier der Stamm mit der Höhe an Dicke zunimmt (nicht durch sekundäres Wachstum, sondern durch stete Neuanlage von Gefäßbündeln), so werden auch die späteren, höheren Seitenwurzeln nicht nur länger, sondern auch immer stärker, und es entsteht ein stelzenartiges Gerüst, wie wir es bei den Pandanazeen und Mangrovepflanzen noch kennen lernen werden.

Neben den Stammpalmen gibt es eine große Menge wenigstens scheinbar stammloser Palmen. Wohl die kleinste aller Palmen ist Cocos liliputana; sie erreicht nur eine Höhe von 25 bis 35 cm und entwickelt sich größtenteils unterirdisch. Schon aus diesem Beispiel ersieht man, daß die Stammbildung kein systematisches Merkmal bei den Palmen ist. So sammelte ich bei Singapore auch eine „Kletterpalme", die

kaum meterhoch war, dabei blühte und fruchtete. Auf die eben genannten und eine Anzahl andrer Arten paßt die für die stammlosen Palmen häufig gebrauchte Bezeichnung „Zwergpalmen“, in vielen andern Fällen aber ist sie gänzlich unangebracht. Bei Phytelephas, Zalacca, Nipa entspringt dem Erdboden eine mächtige Blattrosette. Die Wedel von Nipa fruiticans werden 4 bis 6 m lang (Abb. 4).

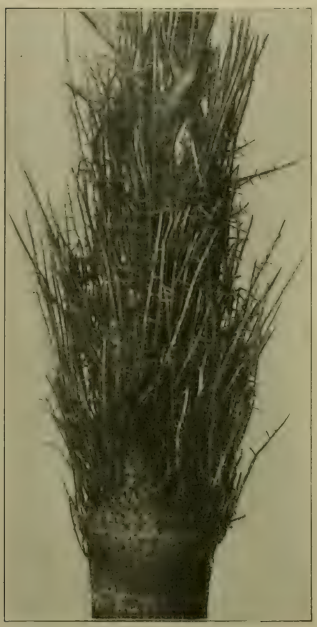


Abb. 92.
Acanthorrhiza spec. Oberer Stammteil mit verdornten Adventivwurzeln. (Aufnahme von Prof. Dr. F. Rosen.)

Abb. 93.
Acanthophoenix spec. Die Pflanze steht nur auf Adventivwurzeln. Die Blattscheiden sind stark bestachelt. (Aufnahme von Prof. Dr. F. Rosen.)

Die Blätter der Palmen sind meist spiralig, nur in sehr seltnen Fällen (z. B. Wallichia, Abb. 89) zweizeilig gestellt und durch die sonst bei Monokotylen seltne Zerteilung gekennzeichnet. Die Spaltung erfolgt fiederförmig oder fächerförmig, wonach man Fieder- und Fächerpalmen unterscheidet. In seltnen Fällen tritt nur an der Blattspitze eine Zweispaltigkeit auf; die ganze übrige Spreite ist zusammenhängend, dann aber stets fiedernervig.

Bei der übergewöhnlichen Ausdehnung der meisten Palmenblätter ist die Zerteilung von besondrer Bedeutung, weniger vielleicht gegen den zerstörenden Anprall von Regengüssen als zum Schutz gegen Winddruck und starke Sonnenbestrahlung. Namentlich letztem Zweck dienen aber auch noch besondre Stellungsverhältnisse der ganzen Blätter oder deren einzelnen Abschnitte, die schon oben (S. 260) besprochen worden sind.

Im Verhältnis zur Größe der Palmenblätter steht Dicke, Festigkeit und Starrheit ihrer Spindeln, auch die Breite der Blattstielbasis, die häufig den Stamm gänzlich umgreift. Sie würden sonst ihr eignes Gewicht nicht tragen, sicher aber den Angriffen auch nur mäßigen Windes nicht widerstehen können. Bei manchen Palmen ist die Blattscheide noch mehr oder weniger verlängert und röhrenartig um den Stamm gelegt (Areca, Oreodoxa, Abb. 5). Bei der Zuckerpalme „wird sie von äußerst festen Baststrängen durchzogen, die, wenn das Blatt längst abgestorben und die Scheide verwittert ist, ein dichtes Flechtwerk vorstellen, in dem sich allerlei Epiphyten, Farne und Orchideen niederlassen. Oft fallen die braunen Skelette der Blattscheiden ab und liegen dann wie grobgewobene Säcke auf dem Boden herum. Bei verschiednen Latania-Arten sind die kräftigen Blattstielscheiden in der Mitte breit auseinander gespalten, so daß der Blattstiel auf zwei spreizenden Gabelästen sitzt, die sehr elastisch sind." (Haberlandt.)

Auffällig erscheinen fast immer die an sich nicht großen Blüten der Palmen, da sie stets zu umfangreichen Blütenständen zusammentreten. Ihre Spindel stellt entweder ein vielfach verzweigtes, rispenartiges Gebilde dar oder oft auch einen fleischig- oder faserig-saftigen, mehr oder minder dicken Kolben, auf dem die einzelnen Blüten in Nischen eingesenkt stehen. Umhüllt werden die Blütenstände stets von einem oder mehreren ledrigen oder holzigen, kahn- oder löffelförmigen Hochblättern, die in der Jugend völlig geschlossen sind, später aufreißen und entweder bis zur Fruchtreife stehen bleiben oder auch bald abfallen. Nur bei wenigen Palmen mit dicken Stämmen kommt als Schlußleistung ihres Lebens ein einziger mächtiger kandelaberförmiger Blütenstand aus der Stammspitze hervor (Metroxylon, Corypha). Noch ähnlicher einem Riesenkandelaber wird die Pflanze dann, wenn sie abgestorben ist und alle Blätter verloren hat, bis sie ein Opfer der Zerstörung durch Wind und Atmosphärilien wird.

In der Regel entwickeln sich die Fruchtkolben in den Achseln der Blattscheiden und erlangen ihre volle Ausbildung entweder schon zu der Zeit, wann ihr Tragblatt selbst noch üppig grünt (Cocos, Elaeis), oder erst nach dessen Welken und Abfall, so daß dann die Kolben am entblößten Stamm unter dem Blattschopf entspringen (Euterpe, Arenga, Caryota). Das geschieht zumal bei allen Palmen mit röhriger Blattscheide; bei ihnen beträgt der Abstand der Infloreszenzen von der Blattkrone oft einen Meter und mehr. Je nach der Ausgestaltung hängen sie dann wie massige oder zierliche Troddeln oder Trauben herab oder entwinden sich, unverzweigt, wie lockre oder dickere schlangenartige Ähren dem Stamm. Stets sind die Blüten in großer Anzahl, oft außerordentlich zahlreich vorhanden. So trägt eine Ölpalme bis zu 600000 Blüten. In der Anlage sind sie zwittrig, werden aber später durch Fehlschlagen der Staub- oder Fruchtblätter eingeschlechtlich und treten dann in dikliner, polygamischer, nicht selten auch diözischer Verteilung auf. Die Bestäubung erfolgt in seltnen Fällen durch Insekten, meist durch den Wind, wird in der Kultur (z. B. der Dattelpalme) auch künstlich bewirkt.

Die Früchte der Palmen sind Beeren oder 1—3 fächrige Steinfrüchte. Bei manchen Arten erreichen sie nur Erbsengröße, bei andern, wie der Seychellennuß (Lodoicea Sechellarum) die Ausdehnung eines menschlichen Brustkorbes. Zur Ausreifung der Seychellennuß sollen zehn Jahre erforderlich sein.

Die außerordentliche Abändrungsmöglichkeit aller angeführten Verhältnisse macht es erklärlich, daß die Palmen einen auffallenden und stets wechselnden Ton in die Tropenlandschaft bringen, obwohl sie selten in großen und reinen Beständen auftreten. Was die Verbreitung der Palmen betrifft, so gehören von den mehr als 1000 bekannten Arten in der Tat nur etwa 40 nicht den Tropen an; zwei Drittel der Arten hat seine Heimat zwischen den zehnten Breitengraden beiderseits des Äquators. Die größere Hälfte findet sich in der neuen, die kleinere in der alten Welt, und hier ist Afrika gegenüber dem indisch-malaiisch-pazifischen Gebiet geradezu ärmlich bedacht. Abgesehen von der Kokospalme kommen nur wenige auf der westlichen und östlichen

Abb. 94.
Kokoshain, untermischt mit Obstbäumen (Java). (Nach einer Originalphotographie.)

Erdhälfte zugleich vor, so die Weinpalme Westafrikas, Raphia vinifera, auch in Brasilien und Zentralamerika, und die westafrikanische Ölpalme, Elaeis guineensis, an der Ostküste Südamerikas.

Die weiten, viele tropischen Küsten bedeckenden Kokoshaine (Abb. 94) verdanken ihre Entstehung wohl überall dem Menschen. Auch die in Westafrika stellenweis in dichterem Verbande auftretende Ölpalme (Abb. 31) befindet sich in einer gewissen Halbkultur. Einzelne Palmenarten treten allerdings auch in den natürlichen Landschaften bestandbildend auf. So bedeckt die Nipapalme (Nipa fruticans, Abb. 4) im ganzen indisch-malaiischen Gebiet die brackigen Küsten und Flußufer oft in kilometerlangem Saum. In den Gebirgen Javas soll die gewaltige Gebangpalme (Corypha gebanga) in zusammenhängender Vergesellschaftung wachsen. Und in Afrika kommen, an der Küste wie im Innern, mehr oder weniger reine oder mit Akazien durchsetzte, doch nie sehr ausgedehnte Bestände der Dumpalme (Hyphaene) vor. Zu kleineren, manchmal allerdings auch ausgedehnteren Gruppen, besonders auf sumpfigem oder

zeitweise überschwemmtem Boden, treten die Ausläufer treibenden Palmen zusammen, z. B. die Sagopalme (Metroxylon) an den Flußufern der Malaya (Abb. 82), Mauritia-Arten in Amerika, Phoenix-Arten (Abb. 30) in Indien und Afrika. Meist jedoch stehen die Palmen einzeln oder gruppenweis, in der Steppe oder im Walde, wo sie dann auf langen, verhältnismäßig dünnen Stämmen über das herrschende Laubwerk herausragen. Oder sie nehmen mit einer Masse kleiner Formen als Unterholz an der Waldvegetation teil, in kleinen Gruppen oder punktförmiger Zerstreuung, und entwickeln hier in der Regel eine größere Mannigfaltigkeit als in der Baumform.

Verwandtschaftlich und gestaltlich schließen sich an die Palmen die Cyclanthazeen an. Die größten und schönst entwickelten Formen dieser kleinen, ganz auf das tropische Südamerika beschränkten Familie sind buschigen Palmen zum Verwechseln ähnlich, so die zur Herstellung der echten Panamahüte dienende Carludovica palmata. Die Gattungen Sarcinanthus und Ludovia sind dagegen Wurzelkletterer und sollen mehr den kletternden Arazeen gleichen.

Obwohl einem ganz andern Verwandtschaftskreis angehörig, will ich hier noch einmal auf die Cykadazeen zurückkommen. Sie stellen eine Pflanzengruppe von ähnlicher Wuchsform wie die Palmen dar, besonders wenn sie einen säulenförmigen Stamm und einfach gefiederte Blätter erzeugen, wie die bekannte, von Madagaskar bis Australien verbreitete, nicht selten bei uns kultivierte Cycas. Andre besitzen einen mehr knollenförmigen Stamm, auch mehrfach gefiederte Blätter. Hauptsächlich durch dieses Merkmal, ferner durch die schneckenförmige Einrollung der jungen Blätter und den dicht mit Blattnarben bedeckten Stamm nähern sie sich im Aussehen auch den Baumfarnen. Obwohl diese in Australien einerseits, in Mittelamerika und Mexiko andrerseits am reichsten entwickelten Gewächse selten sind und gewöhnlich nur vereinzelt auftreten, so bilden sie doch wahrhaft ornamentale Erscheinungen im Vegetationsgemälde. Nur wenige Arten sind wegen ihres geselligen Vorkommens von besondrer physiognomischer Bedeutung, wie Macrozamia in Australien.

Die Pandanazeen.

Den Palmen bis zum gewissen Grade ähnlich sind ferner die Pandanazeen, denen nur drei Gattungen angehören. Die beiden größten, Pandanus und Freycinetia, sind auf die alte Welt beschränkt, letzte ist auch von Afrika noch ausgeschlossen. Die Gattung Pandanus enthält stammlose und hochstämmige Arten, während Freycinetia dem Typus der Kletterpalmen entspricht, aber nicht wie diese Spreizklimmer, sondern Wurzelkletterer darstellt. In der äußeren Tracht der Pandanazeen herrscht allerdings bei weitem nicht die Mannigfaltigkeit wie unter den Palmen; die stets gleiche Anordnung, und ähnliche einförmige Gestaltung der Blätter läßt eine reichere Abwandlung nicht zu.

Die Blätter fast sämtlicher Arten haben eine lange, schmale, lineallische Form: bei einer Breite von weniger oder nicht viel mehr als 10 cm erreichen sie nicht selten eine Länge von mehreren Metern. Sie weisen meist drei seichtere oder tiefere Längsfalten auf, die mittlere nach unten, die beiden seitlichen nach oben einspringend, so daß sie im Querschnitt eine M-förmige Figur zeigen. Trotz der erhöhten Biegungsfestigkeit, die sie dadurch erhalten, sind sie meist etwa in der Mitte geknickt, wodurch die großen

Blattschöpfe ein sehr sonderbares Aussehen erlangen. Der obere Teil des Blatts wird durch die Knickung in seiner Funktion nicht beeinträchtigt. In den meisten Fällen sind die Blätter am Rande, vielfach außerdem auf der Rückseite der Mittelrippe, mit kräftigen Zähnen bewehrt, die zuweilen rote, schwärzliche oder weißliche Färbung annehmen.

Auffallend ist die Anordnung der Pandanazeenblätter: sie bilden am Ende der Stämme und Äste mächtige Schöpfe und stehen deutlich in Schraubenwindungen, was diesen Gewächsen den Namen Schraubenbäume, Schraubenpalmen verschafft hat.

Abb. 95.
Palmenquartier im Buitenzorger Botanischen Garten (Java). (Nach einer Originalphotographie.)

Von den meisten Palmen (ausgenommen Hyphaene) unterscheiden sich die Pandanus-Arten durch die scheinbar dichotomische Verzweigung des Stammes. Schoute, der über die Verästlung monokotyler Bäume genauere Studien gemacht hat, stellt sie mit der Verzweigung der Dikotylen folgendermaßen in Vergleich: „Die oberirdische Verästlung, die Bildung blatttragender Zweige ist bei den dikotylen Bäumen, von der mechanischen Seite betrachtet, eine ziemlich einfache Sache. Jeder Ast wird als ein Zweiglein gebildet, das ziemlich dünn und lang ist und mechanisch seine geringe Last zu tragen vermag, viel mehr aber auch nicht. Wächst im nächsten Jahre die Endknospe weiter und werden Seitentriebe gebildet, so steigern sich die mechanischen Ansprüche. Jetzt tritt aber auch sekundäres Dickenwachstum des Zweiges ein und damit eine Steigerung der Leistungsfähigkeit, entsprechend den Bedürfnissen. Im allgemeinen findet sich bei der Verzweigung der Dikotyledonen die schönste Über-

einstimmung zwischen Leistungsfähigkeit und gestellten Ansprüchen." — Es leuchtet sofort ein, daß solches Gleichlaufen von Aufgabe und Fähigkeit bei den monokotylen Bäumen nicht bestehen kann, weil hier — mit Ausnahme der Liliifloren — das sekundäre Dickenwachstum fehlt, worüber Straßburger und Warburg jedoch andrer Ansicht sind. Bei diesen Bäumen hat der einmal gebildete Ast einen bestimmten Querschnitt, der sich nicht mehr ändern kann, wie sehr auch die Ansprüche, die an den Ast gestellt werden, sich steigern mögen. Zweifelsohne im engen Zusammenhang mit dieser Tatsache sind die meisten monokotylen Bäume einfach, unverzweigt; die schwierige Aufgabe der Astbildung ohne Dickenwachstum ist hier nicht gelöst. Nur einzelne Gruppen unter den monokotylen Bäumen zeigen Verästlung, nämlich folgende: 1. fast alle Arten der Gattung Pandanus, 2. eine oder zwei Arten der Palmengattung Hyphaene, 3. viele liliifloren Bäume, 4. die Bambusen.

Abb. 96.
Pandanus spec. (Java) mit Stelzwurzeln.
(Aufnahme von Dr. H. Jensen.)

Dabei liegen die Verhältnisse so: jeder Ast verlängert sich, solange er lebt. Die Basis des Astes hat also mit der Zeit immer mehr zu tragen, immer steigen die Ansprüche, ohne daß die Fähigkeiten zunehmen. Hier muß der Ast also schon bei der Bildung ein mächtiger Körper sein, fast oder sogar ganz so dick wie die Abstammungsachse. Dazu muß schon die Seitenknospe eine entsprechende Ausdehnung haben. Diese kann sie nur erreichen, wenn sie sofort nach ihrer Bildung sich weiter entwickelt. Ruhende Knospen, die bei dikotylen Holzgewächsen noch nachträglich austreiben, können durch das sekundäre Dickenwachstum zu ansehnlichen Ästen werden. Bei den Monokotylen, wo schon die Knospe den Durchmesser des ausgewachsnen Zweiges haben muß — entsprechend der Stammbasis, wie bei den Palmen dargelegt — kann sie das nur in der Nähe des Sproßscheitels, in der noch wachsenden Zone des Baums erreichen. Die häufigste Veranlassung dieser frühen Entwicklung ist Verlust des Vegetationspunktes der Mutterachse, sei es, daß er zur Bildung eines terminalen Blütenstandes aufgebraucht wird, sei es, daß er durch Verletzung verloren geht. Erstes ist der Fall bei den Formen, die sich regelmäßig ver-

zweigen: Pandanazeen, Liliifloren, wohl auch Hyphaene; letztes bei den seltnen gelegentlichen Verzweigungen. Schließlich kann es auch vorkommen, daß sich eine Seitenknospe ohne Verlust der Endknospe der Mutterachse entwickelt. Über die Ursachen dieses Verhaltens wissen wir noch nichts.

Schoute scheint mir hier eine Folgewidrigkeit zu begehen. Für die Liliifloren, die er erst, als mit Dickenwachstum begabt, von den übrigen monokotylen Holzgewächsen ausgenommen hatte, läßt er dann dieselben Ursachen wie bei jenen gelten. Sie verhalten sich aber wohl sicher nach der Regel der dikotylen Bäume. Es scheint mir nicht richtig, daß sie sich nur verzweigen, wenn die Endknospen der Tragachse zu einer Blüte aufgebraucht wird. Dagegen spricht ihre reichliche Verzweigung, die häufig durchaus keinen dichotomen, sondern ganz dikotylenartigen Eindruck macht. Daß sich bei Dracaena auch ruhende Knospen entwickeln können, erkennt man aus der häufigen Verwendung von Stecklingen zur Anlage von Hecken. Über den Verzweigungsvorgang der Bambusen besitze ich leider keine näheren Beobachtungen. Doch kommen bei ihnen die Seitenäste nicht bloß aus der noch wachsenden Zone; denn sie entwickeln sich erst, wenn die Halme fast ihre endgültige Länge, oft 20—30 m, erreicht haben. Allerdings zeigt, wie schon Schoute hervorhebt, bei den Bambusen jeder Ast eine begrenzte Entwicktung, es wird an ihn nur ein einziges, ein für allemal bestimmtes Maß von Ansprüchen gestellt, das sich mit der Zeit nicht ändert. Weitere Studien über das Wachstum und die Verzweigung der Bambusen wären erwünscht. Auch für Pandanus bleiben noch Zweifel bestehen, ob die Seitenknospen sich nur in der wachsenden Region entwickeln können. Wiesner hat bei zahlreichen Dracänen und Pandanazeen beobachtet, daß die Axillarknospen meist nur sehr klein sind, ferner daß sie unter dem Schutz oft mächtig ausgebildeter Blattbasen in tiefster Finsternis angelegt werden und sich erst nach dem Abfallen der Blätter im Lichte weiter entwickeln, so bei Pandanus ceramicus. Die Region der abfallenden Blätter gehört aber wohl kaum noch zur Wachstumsregion des Stamms. Ob nicht doch die Ansicht vom sekundären Dickenwachstum des Pandanus-Stamms eine Stütze darin findet? — Warburg berichtet sogar, er habe an einem großen Exemplar von Pandanus furcatus im botanischen Garten zu Berlin beim Absterben des Stamms das Austreiben einer unten am Stamm befindlichen schlafenden Knospe beobachtet; die Vegetationsspitze des neuen Sprosses verdickte sich alsbald zu der normalen Stammstärke der Art.

Die Verzweigung tritt bei der Gattung Pandanus in verschiedner Höhe ein. Manche Arten bilden einen, wenn auch nicht allzu starken Säulenstamm, an dessen Spitze Gabelung oder kandelaberförmige Verzweigung stattfindet. Andre wachsen strauchig oder verzweigen sich schon unterirdisch und lassen ihre Äste auf dem Boden hinkriechen.

Diese Verschiedenheiten im Aufbau des Stamms bewirken wieder Abwandlungen eines der auffälligsten Merkmale der Pandanazeen: der Luftwurzelbildung. Diese Wurzeln dienen als Stützen des Hauptstamms und der stärkeren Äste. Allseitig treiben sie am Stamme aus und wachsen mehr oder weniger schräg abwärts in die Erde, wo sie sich verzweigen (Abb. 96). Bei manchen Pandanus-Arten verjüngt sich der Hauptstamm nach unten zu; in diesem Fall entspringen die Stützwurzeln ziemlich hoch am Stamm und erreichen Armstärke. Kommt der Stamm schon mit seiner ganzen Dicke aus

dem Boden hervor, so sind die Stützwurzeln nur schwach und entspringen in geringerer Höhe. Aus den wagrecht abstehenden Ästen kommen die Luftwurzeln auf der Unterseite hervor und bilden bei manchen stark verzweigten, strauchigen Arten einen förmlichen Wald (P. labyrinthicus).

Die Blütenstände der Pandanazeen sind getrenntgeschlechtlich. Die männlichen stellen oft reich verzweigte Rispen dar, die weiblichen kuglige oder längliche Kolben, die nach dem Reifen der Früchte als ananasähnliche Gebilde von der Spitze der Zweige herabhängen. Eingeschlossen werden die Infloreszenzen nicht selten von leuchtend weißen, gelblichen oder rötlichen Hochblättern. Sie brechen zuweilen in einer Nacht aus der Knospe hervor.

Noch weniger als die Palmen sind die Pandanazeen selbständige Formationsbildner. In kleineren oder größeren Beständen kommen manche Arten allerdings vor. So fand Warburg Pandanus Solms-Laubachii ganz waldartig in Nordqueensland; auch P. tectorius bildet große Buschdickichte auf den Liukiuinseln. Andre Formen, wie P. polycephalus, sah derselbe Reisende auf den Molukken, in Papuasien, in Südformosa als dichtes Strauchgebüsch. Ganze Wälder von P. tectorius kommen auf den Marschallinseln vor, und P. labyrinthicus bedeckt auf Sumatra schon infolge seiner weitreichenden Verzweigung größere Flächen. Die hochstämmigen Formen, wie P. dubius, utilis, altissimus, furcatus, radula, die sich bis zu 15 m erheben, wachsen mehr einzeln, als Unterholzbestandteile des tropischen Tieflandwaldes oder am Meeresstrande, auch in der Mangrove. Die Früchte solcher Arten sind durch luftgefüllte Hohlräume schwimmfähig, während sie bei andern mehr fleischig und lebhaft gefärbt, also wohl auf Verbreitung durch Tiere angewiesen sind. — Die kletternden Freycinetia treten nicht selten in Menge auf und geben dann dem Wald einen sehr auffälligen Zug (Abb. 97).

Abb. 97.
Freycinetia spec., wurzelkletternde Pandanazee im Urwald von Tjibodas (Java). (Nach einer Originalphotographie.)

Liliazeen.

An die Pandanazeen schließen sich habituell einige baumförmigen Liliazeen an, über deren Verzweigung schon gesprochen worden ist. Ein physiognomisch stark wirkender Unterschied liegt darin, daß die baumförmigen, mit sekundärem Dickenwachstum begabten Liliazeen mit kräftiger Stammbildung der Erde entspringen und deshalb der so sonderbar aussehenden Stelzwurzeln entbehren. Sie erscheinen uns deshalb nicht so fremdartig wie jene, zumal bei manchen die Kronenbildung der eines tropischen Laubbaums ähnlich ist. Andre dagegen nähern sich in der Verästlung und der schopfigen Blatthäufung entschieden der Pandanazeenform. Es fehlt allerdings die schraubige Anordnung der Blätter. Diese sind auch nicht so starr, gewöhnlich unbewehrt, lineal-lanzettlich. Auch der Blütenstand erscheint meist anders: nicht oder nicht so stark hängend, frei von Hochblättern, die durch Form und Farbe wirken könnten, dafür aber selbst als lockre, häufig umfangreiche Rispe, mit ansehnlichen, oft recht großen (Yucca, Abb. 8), weißen, gelben, roten oder lilafarbigen Blüten. Bei andern (Dasylirion) ist er ährig zusammengezogen, fast zylindrisch, bis 3 m lang.

Die meisten Vertreter baumförmiger Liliazeen stellt die nur in der alten Welt heimische Gattung Dracaena, deren bekannteste Art der von Humboldt so anziehend beschriebne mächtige Drachenbaum (Dracaena draco) ist. Bei einer mehrere Meter haltenden Stammdicke erreicht er eine Höhe bis zu 18 m. Die nach oben auseinanderstrebende Krone löst sich mehr und mehr in Hunderte von dick schlangenförmigen, zuweilen perlkettenartig eingeschnürten Zweigen auf, deren jeder einen Schopf 40 bis 60 cm langer, schwertförmiger Blätter trägt. Diese wie andre Dracaena-Arten entsenden zwar Luftwurzeln aus den Zweigen, doch bleiben sie nur kurz, erreichen den Boden längst nicht. Der Drachenbaum ist allerdings keine eigentlich tropische Pflanze; sein Vorkommen beschränkt sich auf die kanarischen Inseln. Doch treten ähnliche Formen auf Sokotra (D. Cinnabari) und an der Somalküste (D. schizantha) auf.

Den Dracänen sehr nahe steht die mit Ausnahme einer amerikanischen Art ebenfalls auf die alte Welt beschränkte Gattung Cordyline, ferner die in Mexiko und Mittelamerika vorkommende Yucca (Abb. 67), die nach Norden allerdings über die Tropengrenze hinausgeht. Kräftige, reich verzweigte Bäume mit 5—10 m hohem Stamm bilden Y. brevifolia und Y. aloifolia. Manche Vertreter der etwa in derselben Gegend beheimateten Gattung Nolina sehen mit ihren Schöpfen lang linealischer, starrer Blätter einem Pandanus sehr ähnlich (z. B. die auch in Kultur befindliche N. recurvata); nur daß der Stammgrund sich nicht in Stelzwurzeln auflöst, sondern im Gegenteil knollig verdickt erscheint.

Die ebenfalls in Texas und im mexikanischen Hochland heimische Gattung Dasylirion ist gekennzeichnet durch einen mächtigen, aufstrebenden, zylindrischen Blütenstand und außerordentlich reichblättrige Schöpfe mit langen, schmalen, dornig gesägten Blättern. Am meisten Ähnlichkeit mit ihr haben die allerdings viel plumperen australischen Grasbäume der Gattung Xanthorrhoea, die freilich mehr den außertropischen Gegenden des Erdteils angehört.

Die altweltlichen Dracänen verdanken größere Anhäufung im Auftreten meist nur der Mitwirkung des Menschen, da sie ein leicht wachsendes Material für lebende Hecken liefern. In Borneo fand ich sie stellenweise zahlreich in sekundärem Buschwalde,

der nicht höher war als sie selbst; im primären Walde habe ich sie stets nur vereinzelt gesehen. Anders verhält es sich wohl mit den Baumliliazeen der mexikanischen Wüstengebiete. Sie bilden hier öfter die höchste Vegetation in der Landschaft und treten dann als selbständige Grundbestandteile von Formationen auf (Abb. 67). So berichtet Stahl, daß in der Umgegend von San Luis-Potosi die Bergabhänge, soweit sie das Auge übersehen kann, in einer bestimmten Höhe mit 5—6 m hohen, meist unverzweigten Yucca-Stämmen besät sind.

Die Musazeen.

Ein etwas andersartiges Aussehen als die bisher geschilderten Pflanzenformen weisen die Vertreter der Bananengewächse (Musazeen) auf. Dabei fällt es nicht so sehr ins Gewicht, daß die meisten Musazeen einen oberirdischen Scheinstamm er-

Abb. 98.
Junger Drachenbaum, Dracaena Draco, und Ravenala madagascariensis auf Teneriffa, letzte kult.
(Nach einer Originalphotographie.)

zeugen, der keine holzige Bildung darstellt, sondern aus den fleischigen Blattscheiden zusammengesetzt und deshalb auch als Krautstamm bezeichnet wird. Die Blattscheiden sind bei manchen Musa-Arten bis 5 m lang, dachrinnenförmig gewölbt und fest ineinander geschachtelt. Der eigentliche Stamm dieser Pflanzen besteht nur aus einem kurzen, dicken, unterirdischen Rhizom. Wenige andre bringen einen echten holzigen Luftstamm hervor, der bei dem „Baum der Reisenden“ (Ravenala madagascariensis) bis 30 m hoch wird und, wie bei den Palmen, von den breiten Narben der abgefallnen Blätter geringelt erscheint (Abb. 6 u. 98).

Die Blätter sind es, auf denen die eigenartige Tracht der Musazeen beruht. Sie zeigen einen im ganzen elliptischen oder lanzettlichen Umriß und erreichen bei manchen Arten eine Länge von 4—5 m bei einer Breite von fast ½ m. Zwischen der rinnenförmigen Scheide und der ausgebreiteten Spreitenfläche ist ein im Verhältnis schmächtiger, immerhin mehrere Zentimeter dicker, längerer oder kürzerer Stiel eingeschaltet, der sich als kräftige Mittelrippe durch das ganze Blatt fortsetzt. Seiner ganzen Länge nach streben von ihm in stumpfem Winkel schwach S-förmig geschwungne, dichtstehende Seitennerven dem Blattrande zu. Durch zahlreiche vom Wind hervorgebrachte Einrisse, die längs der Seitennerven bis zur Mittelrippe verlaufen, werden ältere Blattspreiten in viele fiederartige Lappen zerteilt (Abb. 5, 6, 98, 99). Im windstillen Wald und in Gewächshäusern zerreißen sie nicht.

Abb. 99.
Musa chinensis, im Botanischen Garten zu Viktoria (Kamerun) kult.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Je nach der Anordnung der Blätter lassen sich zwei ganz verschiedne Grundformen der Musazeen unterscheiden. Stehen die Blätter spiralig, wie bei der Gattung Musa (Abb. 99), so ergibt sich ein an Palmen erinnerndes Aussehen, eine Ähnlichkeit, die noch verstärkt wird durch das fiederförmige Zerreißen der Spreiten. Das jüngste, aus der Mitte hervordrängende Blatt ist tütenförmig eingerollt. Dagegen zeigt sich ein im Pflanzenreich — in solchen Ausmaßen wenigstens — sonst nicht wiederkehrendes Bild, wenn die Blätter in einer Ebne angeordnet sind, mit senkrecht zu dieser Ebne gestellter Spreite. Die Krone bildet dann einen riesigen Fächer, der besonders auf dem langen Stiel eines geringelten Säulenstamms, wie bei Ravenala, die fremdartigste Wirkung in der Landschaft hervorbringt (Abb. 5, 6, 98). Man könnte ja auch hier einen Vergleich mit Palmen ziehen, den zweizeilig beblätterten, wie Wallichia (Abb. 89). Bei diesen gehen die Blattstiele aber nicht alle von einem Punkte aus, sondern stehen am Stamm übereinander. Ähnlich, aber nicht so mächtig wie Ravenala, bauen sich manche Arten der südamerikanischen Gattung Heliconia auf; die wenigen im Kapland und in Natal heimischen Strelitzia-Arten wirken noch unscheinbarer.

Auch die Blütenstände der Musazeen fallen durch sonderbare Ausbildung auf. Bei Musa sind sie entsprechend der Blattanordnung spiralig gebaut. Aus der Mitte

des Scheinstamms kommt eine, meist sofort sich abwärts biegende, kräftige, rüsselförmige Spindel hervor (Abb. 99), welche auf vorspringenden Polstern die in Querreihen angeordneten Blüten trägt. Bedeckt sind diese von großen, löffelförmigen, meist auffallend rot bis violett, seltner grün gefärbten Hochblättern, die entweder bald abfallen oder auch stehen bleiben und dann zur Fruchtreife in ihrer Gesamtheit ein mächtiges kolbenförmiges Gebilde darstellen. Bei den Arten mit fächerförmiger Blattanordnung sind auch die Blütenstände zweizeilig gebaut. Die hier kahnförmigen, abwechselnd rechts und links an der Spindel stehenden Hochblätter dauern bis zur Fruchtreife aus (Abb. 98). Die stammlosen Musazeen, wie die Gattung Musa selbst, entwickeln nur einen Blütenstand aus der Endknospe und sterben dann ab (Abb. 99). Bei den Formen mit echtem Stamm sitzen die Infloreszenzen zu mehreren in den Blattachseln (Abb. 98), während die Endknospe das Höhenwachstum fortsetzt.

Infolge ihrer Bedeutung als Hauptnahrung ganzer Völkerstämme und als Faserlieferanten für die europäische Industrie bedecken Bananenpflanzungen oft weite Landstriche; so am Kilimandjaro, auf den Kanaren und Philippinen. Am natürlichen Standort treten sie wohl nur truppweis auf, im Wald an Wasserläufen und in feuchten Schluchten. Solche Gruppen, wie etwa von Musa Holstii in den Uluguru- und Usambarabergen Deutsch-Ostafrikas, einer der mächtigsten Formen, sind in ihrer natürlichen Umgebung von großartiger Schönheit und wecken, wie kaum eine andre Pflanzengestalt eine Vorstellung von der Zeugungskraft des stets feuchtwarmen Tropenwaldes. Ravenala madagascariensis tritt auf Madagaskar in Beständen auf. Heliconia psittacorum soll auf der Insel Cayenne ein lästiges Unkraut bilden, wohl infolge des unausrottbaren, immer neue Schößlinge treibenden Rhizoms.

Monokotyle Blattsukkulenten und Bromeliazeen.

Auch diese Gewächse bilden nicht selten einen — zuweilen auch verzweigten — Stamm von mehreren Metern Höhe, wie viele altweltliche Aloë- (Abb. 100), manche amerikanische Fourcroya-Arten. Auch er trägt dann einen Schopf meist spiralig, seltner zweizeilig angeordneter Blätter. Nach monokotylem Grundplan haben sie ebenfalls lanzettliche oder lineal ische Gestalt. Zum Unterschied von den bisher besprochnen monokotylen Schopfpflanzen sind die Blätter dieser Gruppe aber dickfleischig (sukkulent) und von einer sehr dicken Oberhaut überzogen, die nicht selten grau oder bläulich bereift ist. An der Spitze laufen sie fast stets in einen kräftigen Stachel aus, und gewöhnlich sind sie auch an den Rändern mit scharfen Zähnen bewehrt. Die Vertreter der von Mexiko bis Südamerika verbreiteten Gattung Agave (Abb. 101) bleiben in der Regel stammlos, so daß die kuglige, starre Rosette der graden oder etwas wellig gebognen Blätter unmittelbar aus dem Boden entspringt.

Die Blütenstände stellen bei der Liliazeengattung Aloë einfache oder verzweigte Trauben von mäßigem Umfange dar, die endständig oder seitlich entspringen. Die genannten amerikanischen Gattungen dagegen, die den Amaryllidazeen angehören, erzeugen mächtige, 2 bis 3, ja bis 15 m hohe terminale Rispen. Die hochstämmige Fourcroya longaeva erlangt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der Gebangpalme, andre mit Metroxylum.

Alle diese Pflanzen sind Xerophyten, Gewächse der offnen, trocknen Steppe oder Wüste. In Afrika tritt Aloë als stilgerechter Bestandteil des Dornbusches auf, meist truppweis. In größerer Ausdehnung bedeckt sie nicht selten als Hauptbewohner felsige Abhänge der Gebirge. Manche Agave-Arten werden in ihrer Heimat Mexiko zur Gewinnung des Nationalgetränkes, der Pulque, aber auch zur Fasergewinnung angebaut; aus letztem Grunde auch bereits in vielen Teilen der alten Welt, besonders in Afrika in ausgedehnten Pflanzungen (Abb. 101). Doch auch im natürlichen Landschaftsbild bestimmen sie durch ihre eigenartige Gestalt und ihr zahlreiches Auftreten den Charakter; zumal da, wo sie, durch stärkere Bodenfeuchtigkeit begünstigt, die stammsukkulenten Kakteen verdrängen.

Abb. 100.
Aloë spec. (Afrika). (Nach einer Originalphotographie.)

Hier schließen sich wohl am besten die in der Tracht ähnlichen, rosetten- oder zisternbildenden Bromeliazeen (Abb. 59) an, von denen einige Gattungen wie Hechtia, Puya, Quesnelia, Brochinia mehrere Meter hohe und auch verzweigte Stämme erzeugen, wodurch sie den Cordylinen oder Dasylirien ähnlich werden. Die linealischen, zungen- oder riemenförmigen, oft stark bedornten Blätter sind nicht sehr fleischig, sondern mehr faserig-hart. Meist schön gefärbte Hochblätter besetzen den ährigen oder rispigen Blütenstand.

Die größte Zahl der Bromeliazeen sind Epiphyten, und durch ihr Aussehen und ihr massenhaftes Auftreten gewinnen sie in ihrer Heimat Amerika eine weit höhere Bedeutung für das Landschaftsbild als die an Artzahl überlegnen epiphytischen Orchideen. Sie beschränken sich nicht auf den dichten Urwald, sondern viele sind so lichtbedürftig und so vollkommen xerophil organisiert, daß sie die Peripherie hoher Baumkronen erklettern und zahlreich die lichten Bäume der Savannenwälder bewohnen, wo

sie (wie vor allen Tillandsia) durch die starke graue oder weiße Beschuppung unter den Epiphyten den Ton angeben.

Ein guter Teil der Bromeliazeen wohnt aber auf dem Erdboden oder auf Felsen wie Ananas, manche Nidularia- und Pitcairnia-Arten, Quesnelia, Puya, Hechtia, Dyckia, und manche Arten von Tillandsia und Vriesea. Diese leben entweder einzeln und erheben sich dann oft zu einem stattlichen Stamm oder Blüten-

Abb. 101.
Sisalhanf-Pflanzung (Agave rigida var. sisalana) in Ostafrika. (Nach einer Originalphotographie.)

schaft; oder sie wachsen herdenweis beisammen oder bilden Rasen oder Dickichte, die oft weite Flächen Landes bedecken; so Brochinia cordylinoides in Guayana. Die meisten dieser Erd- und Felsbewohner lieben trocknere Regionen, sind daher auf den Hochebenen Mexikos und Chiles verbreitet, wie Hechtia, von der Tracht mancher Agaven. Tillandsia incarnata überzieht die sterilen Felsen der trocknen Gegenden Kolumbiens mit rötlich-grauen Teppichen, wie es manche Aloë-Arten in Afrika tun. Guzmannia tricolor beherrscht bei Karthago den trocknen Wald.

Gräser. Bambusen.

Die Familie der Gräser bringt in den Tropen viele weit größere Formen hervor als bei uns, vor allen in den Unterfamilien der Maydeen und Andropogoneen. Der Mais (Zea mays) selbst, aus dem tropischen Amerika stammend, ist heute allerdings nur in Kultur bekannt. Gleiche oder noch größere Höhe erreichen aber auch wildwachsende Gräser. Euchlaena, die Teosinte, in Mexiko, vielleicht die Stammpflanze des Kulturmaises, wächst sich zu einer 2 bis 7 m hohen, blattreichen Pflanze

aus. Noch stattlicher werden die Vertreter der Gattung Saccharum, zu der das im wilden Zustande ebenfalls nicht mehr bekannte, wahrscheinlich aus dem tropischen Ostasien stammende Zuckerrohr (Saccharum officinarum) gehört. Eine andre Art, Saccharum spontaneum, in den Tropen der alten Welt verbreitet, bildet einen Bestandteil der Grasbarren des oberen Nil, und auf den Sundinseln, besonders an Uferböschungen, ausgedehnte Dickichte. Ebenso tritt in Afrika, vornehmlich in Sekundärformationen und in Pflanzungen, das zur Unterfamilie der Panizeen gehörige Elefantengras (Pennisetum Benthami) auf, das im ausgewachsnen Zustand einen Reiter verdecken kann. Vielleicht noch höher wird ein Kulturgras, die hauptsächlich in China, Indien und Afrika gebaute Negerhirse (Andropogon sorghum). Diese Gattung, wie die nahe verwandte Themeda (Anthistiria) liefert noch eine größere Anzahl hoher Gräser, die als Hauptbestandteile vieler Steppen eine Rolle spielen. Außer ihrer Größe haben sie noch eine andre Eigentümlichkeit aufzuweisen, die den Gräsern höherer Breiten so gut wie ganz fehlt, nämlich eine kräftige oberirdische Verzweigung, auf der die Undurchdringlichkeit ihrer Bestände beruht.

Abb. 102.
Grundpartie eines Bambusbusches (Dendrocalamus giganteus) in Java. Die jungen Sprosse kommen wie Spargel aus der Erde; an den älteren links noch die abfallenden Blattscheiden zu sehen.
(Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernst.)

Die größere Masse der tropischen Gräser ist xerophil; es sind Savannen-, Steppen-, Felsen-, Geröllpflanzen. Damit hängt die Eigenart ihrer Wachstumsform zusammen: sie stellen den Typus der „Büschelgräser" im Gegensatz zu den „Rasengräsern" dar. Wie schon der Name sagt, bilden sie keine zusammenhängende Narbe, sondern einzelne, abgesonderte Bulten. Dies ist die Folge davon, daß die an den untersten Knoten erscheinenden Bestockungstriebe sich innerhalb der Scheide des Mutterblatts weiterentwickeln; sie zeigen daher eine Neigung zum Aufstreben, während die Bestockungstriebe der Rasengräser die Blattscheiden durchbrechen, die Form von Ausläufern annehmen und schnell die verfügbaren Zwischenräume des Bodens ausfüllen. Unter den verzweigten Gräsern treten aber auch Waldbewohner auf von mehr oder weniger hohem, aber schmächtigem, oft zierlichem Bau. Sie überziehen dann gefallne Baumstämme oder klettern als Spreizklimmer mehrere Meter hoch in Büsche und Bäume; so Rottboellia, Isachne, Ichnanthus, manche Panicum-Arten und andre.

Es gibt aber selbst Gräser von baumförmiger Gestalt, die Bambusen. Indem die Gräser phylogenetisch baumartig werden, ändern sie auch ihren biologischen Charakter um und nehmen alle jene Eigentümlichkeiten an, die für das Baumleben erforderlich sind: die Blätter werden — wie Wiesner festgestellt hat — photometrisch, d. h. ihr Lichtgenuß ist geregelt; seine untersten Grenzen liegen sehr niedrig, was ja bei Bäumen häufig vorkommt. Während die gewöhnlichen Gräser keinem Laubwechsel unterliegen, ihre Blätter vielmehr am Halm zugrunde gehen, finden wir bei den Bambusen einen regelmäßigen Laubfall: ihre Blätter bilden die Trennungsschicht an der Grenze von Spreite und Scheidenteil, die Spreiten fallen ab, oft noch im grünen Zustande.

Die Halme der mächtigsten Bambusen, wie Dendrocalamus giganteus erreichen Mannesstärke bei 40 m Höhe. Sie verholzen auch sehr stark, so daß sie ein gesuchtes Bauholz abgeben. Aus dem korallenähnlich verästelten Wurzelstock der Bambusen kommen die Halme zahlreich in einem Büschel hervor (Abb. 102) und schießen mit unglaublicher Schnelligkeit unverzweigt hoch auf, wie riesige Spargel aussehend, oft von großen, dicht borstig braunbehaarten Scheidenblättern besetzt. Erst wenn der Halm fast bis zu seiner ganzen Höhe ausgewachsen ist, treten in der Regel rund um die Knoten, unter Abstoßung der Scheiden, Quirle von kräftigen Seitenästen auf, die sich wiederum quirlig verzweigen und nicht sehr lange, breite Grasblätter tragen. Wie eine mächtige, vielstrahlige, in der Höhe sich auflösende Fontäne zierlichen Blattgrüns wirkt die Gesamtheit der nach oben zu spreizenden und dann in leichtem Bogen überhängenden Halme (Abb. 103). Besonders als Einzelbüsche und Umrahmung der Dorfschaften gehören die Bambusen zu den elegantesten Erscheinungen des Pflanzenreichs. Manche Arten, wie Bambusa

Abb. 103.
Bambusbestand bei Amani (Ostafrika). (Aufnahme von Dr. H. Kochau.)

villosula, Melocanna bambusoides und andre, bilden keine Büschel, sondern die Halme stehen einzeln, 30 bis 60 cm von einander entfernt. Die meisten, und zwar die büschligen wie die einstrahligen Arten, treten bestandbildend auf. Der Ausdruck „Bambuswald" ist in der Tat gerechtfertigt. Aber auch einzeln finden sie sich an lichten Waldstellen und Flußufern.

Entsprechend den Palmen und Pandanazeen gibt es auch auch unter den Bambusen Kletterformen, und zwar Spreizklimmer (Gigantochloa, Athrostylidium, Chusquea, Schizostachyum). Wo sie vorkommen, in Wäldern, haben sie für die Physiognomie eine ähnliche Bedeutung wie jene, besonders die Rotangpalmen.

Die Zingiberazeen.

Diese rein tropische, in der Hauptsache auf die alte Welt beschränkte Familie hat große physiognomische Bedeutung wegen des massenhaften Auftretens und des vegetativen Aufbaus ihrer Vertreter. Es sind staudenartige, 1—2, aber auch bis zu

Abb. 104.
Elettaria cardamomum, Kardamom, das typische, schilfartige Wachstum der Zingiberazeen zeigend.
(Aufnahme von F. O. Koch.)

4 m Höhe erreichende Pflanzen. Sehr bezeichnend ist die Stellung der lanzettlichen oder länglichen, stark geaderten, stets ganzrandigen Blätter von 20 bis 60 cm Länge. In der Gattung Costus stehen sie dicht und wendeltreppenartig um den Stengel, ihn mit einer geschlossnen röhrenförmigen Scheide umfassend. Es ist klar, daß diese

Stellung am geeignetsten ist, gegenseitige Deckung der Blätter zu verhindern. Sie kommt nirgends sonst im Pflanzenreich in dieser Weise wieder vor und gibt daher den Costus-Arten ein unverkennbares Aussehen. Bei andern Zingiberazeen stehen die Blätter dagegen in zwei Zeilen übereinander, entweder ebenfalls mit kurzen Stielen und umgreifenden Scheiden an einem Stengel, oder aber mit sehr langen Scheiden in ähnlicher Weise einen Scheinstengel bildend wie die Musazeen. Die Tracht ist dann nicht selten etwas schilfähnlich. Der häufig kopfig gedrängte Blütenstand schließt entweder die Blattstengel ab oder steht auf besondren seitlichen, kürzeren, oft kaum über den Erdboden erhobnen, nur schuppenförmige Blätter tragenden Stengeln. Die gewöhnlich großen Blüten sind meist zart weiß, gelb oder rötlich. Zuweilen erhöhen schön gefärbte Hochblätter ihre Wirkung noch. Bei Phaeomeria pyramidosphaera auf den Sundainseln, deren Blattsprosse 3 bis 4 m Höhe erreichen, ahmen sie, von weitem gesehen, in Form und Farbe eine Lotosblüte nach, zumal sie auf etwa meterhohen, blattlosen Schäften stehen. Die ziemlich großen Früchte der Zingiberazeen sind meist leuchtend rot.

Die Zingiberazeen sind Bewohner lichter Waldstellen, manche haben Vorliebe für nassen oder etwas sumpfigen Boden. Besonders finden sie sich aber dickichtartig in sekundären Formationen, in Buschwäldern und auf freigeschlagnem Waldland, das sie oft in ebensolchen Massen bedecken wie bei uns Brombeeren, Rosen oder Weidenröschen abgeholzte Berghänge („Schlagpflanzen"). Wegen ihres zähen, reich verzweigten Wurzelstocks, durch dessen reichliche Sproßbildung die Dickichte zustande kommen, werden diese Pflanzen oft ein lästiges Unkraut. Einige Hedychium-Arten leben epiphytisch.

Die Marantazeen.

Auch sie bilden eine rein tropische Familie, die vorzugsweise in der neuen Welt heimisch ist, der alten aber durchaus nicht fehlt. In der Wahl des Standorts und der Art ihres Auftretens verhalten sie sich ähnlich wie die Zingiberazeen. Ihre Wuchsform aber ist, trotz der nahen Verwandtschaft der beiden Familien, recht abweichend. Ein Grund dafür liegt schon

Abb. 105.
Marantazeen-Vegetation an einer lichteren Stelle des Urwaldbodens.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

in der Gestalt der Blätter, die im Verhältnis zur Länge eine größere Breite besitzen als bei den Zingiberazeen: sie sind im ganzen eiförmig oder eilänglich mit starker Neigung zur Ungleichseitigkeit, fast immer mehr oder minder glänzend. Sehr kennzeichnend für die Familie sind die am oberen Ende des Blattstiels stets deutlich hervortretenden Gelenkpolster, die eine Hebung und Senkung der Blattspreite ermöglichen. Ferner ist die Tracht der Marantazeen in ihrer Blattarmut begründet. Es gibt Arten, die nur ein einziges Laubblatt entwickeln, wie die afrikanische Thaumatococcus Daniellii. Sind mehrere Blätter vorhanden, die dann zweizeilig stehen, so können sie mit ihren Scheiden ebenfalls einen Scheinstengel bilden, der aber nie so hoch wird wie bei den Zingiberazeen; häufig bleiben die Pflanzen jedoch so niedrig, daß es zur Bildung eines oberirdischen Stengels gar nicht kommt. Eine ganze Anzahl von Arten gehört zu den Deckpflanzen des tropischen Urwaldbodens, den sie manchmal rasenartig überziehen. Die größeren bilden bei solchem Wachstum schwerdurchdringliche Dickichte, in denen wenig andres aufkommen kann (Abb. 105); so besonders die Arten der afrikanischen Gattung Sarcophrynium. Doch gibt es auch strauchartige Formen unter den Marantazeen, wie das afrikanische Trachyphrynium und das südamerikanische Ischnosiphon. Wo die Stöcke solcher Arten eng bei und durcheinander wachsen, kommen, da die Blattspreiten alle nach dem Licht gerichtet sind dichte Blätterwände zustande. Andre verzweigen sich weitläufig und oft, wobei an den Knoten zickzack- oder hakenförmige Knickungen auftreten, mit deren Hilfe die Pflanzen als auffällige Spreizklimmer hoch in die Bäume klettern. Sehr eigentümlich sind die langen rohrartigen Achsen von Ischnosiphon aruma und I. obliquus, die sich in gleichmäßiger Dicke bis zu 3 m Höhe erheben und an der Spitze drei bis vier blütentragende Zweige erzeugen.

Die Arazeen.

Von den mehr als tausend Arten dieser Familie sind über 90% auf die Tropen beschränkt und durch Häufigkeit wie durch Eigenart der Form und Lebensgewohnheiten gleich ausgezeichnet. Die größere Mehrzahl lebt epiphytisch oder hemiepiphytisch, indem sie, wie Philodendron, Monstera, Rhaphidophora in der schon geschilderten Weise (S. 354) im späteren Alter Haft- und Nährwurzeln erzeugen.

Sehr mannigfach ist bei den Arazeen die Blattform gebildet. In vielen Fällen bleiben die Spreiten ungeteilt und ganzrandig, wobei sie lanzettlichen, länglichen, ovalen oder auch pfeil- oder spießförmigen Umriß aufweisen. Doch finden sich häufig auch geteilte Blätter, z. B. fiederteilige bis fiederlappige bei der Unterfamilie der Monsteroideen. Echt gefiedert sind sie bei den ostafrikanischen Gattungen Zamioculcas und Gonatopus; gefingert bei vielen Anthuria; fußförmig bei einer ganzen Anzahl von Gattungen; tief dreispaltig, mit vielfacher Zerteilung der drei Lappen, bei Dracontium (tropisches Amerika), Amorphophallus (indisch-malayisches Gebiet), Hydrosme (Afrika bis Cochinchina).

Von Wachstumsformen tritt neben der Kletterform hauptsächlich die staudenartige Krautform auf; bei ihr entspringen die Blätter auf einem mehr oder weniger langen und kräftigen Stiel aus unterirdischen Rhizomen oder Knollen, seltner aus oberirdisch verlängerten, Luftwurzeln entsendenden Stengeln. Vielfach findet sich bei

solchen Arten die Pfeil- oder Spießform der Blätter, so bei Zantedeschia, Alocasia, Caladium, Xanthosoma, oder die mehr abgerundete, eiförmige Spreite ist schildartig am Stiel befestigt (Gonatanthus, Steudnera, Colocasia). Einige Arten erreichen verhältnismäßig riesige Ausmaße, so Colocasia indica, deren ausgewachsene Blätter an Größe fast einer Kuhhaut gleichkommen (Abb. 106).

Die Blüten der Arazeen sind nach dem Vorbild gebaut, das die als Zimmerpflanze kultivierte Zantedeschia zeigt: ein mehr oder weniger fleischiger Kolben (Spadix), der mit den männlichen und weiblichen Blüten besetzt ist, wird umhüllt von einem tüten-, trichter- oder kapuzenförmigen Hochblatt (Spatha), das länger oder kürzer als der Kolben sein kann und nicht selten unscheinbar grünlichweiß, oft aber auch rein weiß, gelb oder leuchtend rot gefärbt ist (vergl. die Tafel „Urwald").

Abb. 106.
Colocasia indica. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Meist erscheinen Blätter und Blüten zusammen. Bei einigen Knollen-Arazeen aber wechseln sie zeitlich miteinander ab. So erhebt sich aus der runden, mehr als 2 m Durchmesser erreichenden Knolle von Amorphophallus campanulatus ein kurzer, kaum 10 cm langer, mit bleichen Niederblättern besetzter Schaft. Die ihn krönende Spatha ist fast ein halbes Meter hoch und breit, schief glockenförmig, wellig gerandet, schmutzig violett. Aus ihr steigt, bis etwas über den Rand, der dicke Kolben empor, der mützenartig einen schwammigen, rotbraunen, an eine riesige Morchel erinnernden Körper trägt. Zur Vollblüte entströmt ihr ein durchdringender, aasartiger Geruch, der die bestäubenden Insekten anlockt. Erst nach dem Abblühen erhebt sich ein etwa mannshoher, 6 bis 8 cm dicker, warzig stachliger und schlangenartig weißgrau gefleckter Blattstiel, der die vielfach zerteilte Spreite trägt. Der Blattstiel von Dracontium gigas in Nicaragua erreicht 3 m Höhe, die Spreite mehr als 1 Meter im Durchmesser.

Meist gliedern sich die tropischen Arazeen den Waldformationen ein. Die klettern-

den Formen hüllen die Urwaldstämme oft in dichte Blättermäntel, und nicht selten weisen ganze Gruppen von Bäumen diesen echt tropisch anmutenden Schmuck auf. So verhalten sich Pothos und Rhaphidophora im indisch-malayischen Gebiet, Culcasia scandens in Afrika, manche Anthurium- und Monstera-Arten in Amerika. Andre, wie die Caladien und ähnliche Formen, gehören zu den Deckpflanzen des Urwaldbodens, (Abb. 21) den sie zuweilen in größeren oder kleineren, mehr oder weniger reinen Beständen überziehen; meist sind sie jedoch nur einzeln oder horstweise der sonstigen Bodenvegetation eingesprengt. Manche von ihnen suchen dabei gern die Ufer von Wasserläufen auf. Die von Bengalen bis Borneo verbreitete Lahsia spinosa fühlt sich im Sumpf oder Schlick der Flußränder wohl; ebenso die nahe verwandte Cyrtosperma, von der manche Arten ganze Sumpfdickichte bilden, wie die bis 2 m hohe, große Spießblätter und fast ½ m lange Blüten erzeugende C. Afzelii in Westafrika. Durch ganz abweichende Tracht fällt in der Familie Pistia stratiotes auf, eine Pflanze, deren rundliche oder spatelförmige Blätter eine handgroße, dichte Rosette bilden, die ein Bündel von Faserwurzeln entsendet. Frei schwimmt sie so auf dem Wasser und überzieht in den Tropen der ganzen Erde die Seen und Flüsse in der Nähe des Ufers oft ganz (vergl. die Tafel).

4. Die Dikotyledonen.

Obwohl an Zahl weit stärker als die Monokotyledonen, hat diese Gruppe des Gewächsreichs doch nicht so viele geschlossne Familien aufzuweisen, die für die Physiognomie der tropischen Vegetation von solcher Bedeutung wären wie jene. Es kommen hier viel mehr ökologisch bestimmte Gestaltungen zur Geltung, die sich in den verschiedensten Familien wiederfinden, z. B. die schon besprochne Blattgestalt der Kletterpflanzen, die ebenfalls schon erwähnte „ericoide“ Tracht vieler Xerophyten. Bevor im folgenden über die dikotylen Stammsukkulenten und den Laubbaum der Tropen gesprochen wird, möge noch zweier sehr eigentümlicher Vertreter tropischer Hochgebirgsvegetation gedacht werden, die vom Habitus ihrer Gattungsverwandten völlig abweichen: der Schaftlobelien und baumförmigen Kompositen.

Lobelia rhynchopetala (Abb. 107), Volkensii, Stuhlmanniiund andre treiben einen stets unverzweigten, nach der Art der Cykadazeen ziemlich dicht mit Blattnarben besetzten Säulenstamm, der einen dichteren oder lockeren Schopf großer, breit-linealischer Blätter trägt; sie sehen so einer Yucca oder Dracaena nicht ganz unähnlich, nur sind die Blätter nicht ledrig fest, sondern weichkrautig. Der Stamm der kräftigen Arten, wie Lobelia rhynchopetala, kann in 7 bis 10 Jahren Schenkeldicke und eine Höhe von 4 bis 5 m erreichen. Dann wird die Pflanze blühreif und treibt aus der Mitte des Blattschopfes, wie Dasylirion oder Xanthorrhoea, einen dichten, ährenartigen Blütenstand, der sich noch weitere 3 bis 4 m erheben kann. Nach der Samenreife stirbt die Pflanze gänzlich ab oder erhält sich in Stockausschlägen, von deren Sprossen einer oder wenige zur Blüte gelangen können. Die Baumlobelien kommen in der Bergwald- und Hochsteppenregion der alten Welt vor, wo sie einzeln oder in Gruppen wachsen, auf torfigem, tiefgründigem Boden wohl auch ausgedehnte, aber lockere Bestände bilden (Abb. 77).

Einen ebenso eigenartigen Eindruck wie diese Gewächse machen die baumförmigen

Senecio-Arten (S. Johnstonii u. a. Abb. 75 u. Tafel), deren es nur wenige gibt, die in den ostafrikanischen Hochgebirgen und auf St. Helena ähnliche Standorte bewohnen wie die Lobelien. Ein unverzweigtes Exemplar sieht wie ein riesiger Kanonenputzer aus. Der Stamm, der sich im späteren Alter auch gabelt, kann mehrere Meter hoch werden, ist aber kaum schenkelstark. An der Spitze trägt er einen Schopf großer elliptischer, auf der Unterseite grauzottiger Blätter; wenn sie welken, bleiben sie noch lange Zeit am Stamme sitzen und bilden in der Länge eines Meters oder mehr einen bürstenartigen Mantel um ihn. Ansehnliche, aufrechte Blütenrispen mit den leicht kenntlichen Senecio-

Abb. 107.
Lobelia rhynchopetala (Abessinien). Im Mittelgrunde rechts und links eine Anzahl blühender Exemplare. (Aufnahme von Prof. Dr. F. Rosen.)

Blüten krönen das Ganze. Ähnliche Kompositen-Gestalten, auch mit ähnlicher Verteilung in der Landschaft, haben die südamerikanischen Anden in den Gattungen Culcitium und Espeletia aufzuweisen.

Die dikotylen Stammsukkulenten.

Wir hatten gesehen, daß eine Reihe xerophiler Pflanzen der Steppen- und Wüstengebiete sich in einer großen Rosette dickfleischiger Blätter einen Wasserbehälter anlegen. Andre suchen den Ansprüchen der Wasserökonomie dadurch zu genügen, daß sie sich der verdunstenden Flächen der Blätter bis zum gewissen Maße oder ganz entledigen. In solchen Fällen muß der Stamm selbst die Assimilationsarbeit leisten; er ist durch Chlorophyll in seinen oberflächlichen Geweben blattgrün gefärbt. Zugleich

werden diese blattlosen Stämme häufig als fleischige Wasserspeicher ausgebildet (Stammsukkulenten). Die bekanntesten und in der Tropenvegetation auffälligsten Formen stellen die Familien der Kaktazeen und Euphorbiazeen; aber auch unter den Asklepiadazeen, Vitazeen, Passiflorazeen und andern treten Stammsukkulenten auf. In der — mit Ausnahme einer einzigen epiphytischen Gattung — auf das wärmere Amerika beschränkten großen Familie der Kaktazeen kommen nur bei der Gattung Peireskia bleibende große, laubige, mehr oder weniger fleischige Blätter zur Entwicklung. In den Gattungen Opuntia und Nopalia bilden viele Arten im Jugendzustande noch größere grüne Blätter, werfen sie aber bald ab. An allen übrigen Kaktazeen sind die Blätter auf sehr kleine Schuppen zurückgebildet.

Abb. 108.
Bestachlung und Behaarung bei Kaktazeen. Links Opuntia tunicata, in der Mitte Opuntia Scheerii, rechts Cephalocereus senilis (Greisenhaupt). (Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Die Mannigfaltigkeit in der äußeren Form des Stammes ist in dieser Pflanzengruppe so groß, wie wohl in keiner andern; sie zeigt sich zuweilen sogar in einer und derselben Gattung. Die kugelförmigen Gestalten (Abb. 67), wie sie bei Echinocactus und Echinopsis auftreten, können riesige Ausdehnung gewinnen: es sind Stöcke bis zu 3 m Höhe und 2 m Dicke gemessen worden, die mehrere Zentner wogen. Von diesen Formen zu den säulenförmigen Cereus-Arten, die, wie C. giganteus, bis 20 m hoch und 50—60 cm dick werden, finden sich alle Übergänge. In vielen Fällen bleiben diese Säulen unverzweigt. Erzeugen sie im obern Teile Seitenäste, so gewinnen sie dadurch, daß die Äste zuerst horizontal wachsen und sich dann unvermittelt nach oben biegen, ein armleuchterartiges Aussehen. (Abb. 21 in der Abt. „Pflanzengeographie" dieses Bandes). Reichlichere Sprossung, besonders aus dem Grunde des Hauptstamms, bringt rasenförmigen Wuchs hervor, der nicht bloß kleinere Gestalten, wie fast alle Echinocereus- und Mamillaria-Arten kennzeichnet, sondern auch einzelnen bis 3 m hohen Vertretern der Gattung Cereus eigentümlich ist. Die mehr kugelförmigen Arten zeigen in der Regel geringere Neigung zu Seitensprossen. Nicht selten ist das Längenwachstum der Stämme im Verhältnis zu ihrer Dicke so stark gefördert, daß sie sich nicht selbständig aufrecht halten können, sondern der benachbarten Vegetation als Stütze bedürfen; sie halten sich dann wie Spreizklimmer oder auch mit

1 2

3 4

Kakteen.

1. Mammillaria Bocasana Pos. 2. M. Wildii Dietr. 3. Echinocactus minusculus Web. 4. Echinocactus capricornus Dietr.

(Naturaufnahmen von F. Diffen in Lauenburg a./E.)

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Hilfe von Haftwurzeln fest, wie es die nicht selten kultivierte „Königin der Nacht", Cereus nycticalis, zeigt (Abb. 41).

Die meisten dieser kugel- und säulenförmigen Gebilde sind nicht glatt, sondern weisen mehr oder weniger tiefe, durch vorspringende Rippen getrennte Längsfurchen auf (Abb. 13 u. 67); oder sie sind mit reihenförmig geordneten kegel- oder pyramiden-, halbkugel- oder zitzenförmigen Höckern bedeckt (Abb. 13). Häufig, zumal auf diesen

Abb. 109.
Opuntia ficus indica aus Süd- und Mittelamerika, in den Subtropen der ganzen Erde kultiviert.
(Nach einer Original-Aufnahme.)

Höckern, treten strahlig gestellte, kleinere oder kräftigere Stacheln auf. Ferner sind Haarbildungen nicht selten, die in vielen Fällen eine kurze Filzbekleidung bilden oder auch längere Schöpfe erzeugen. Die Farbe dieser Haare ist gelb oder weiß und hat zu dem Namen „Greisenhaupt" (Cephalocereus senilis) Veranlassung gegeben (Abb. 108).

Eine zweite Formenreihe der Kaktazeen bilden die mit blattartigen Gliedern versehenen. Von Laien werden diese als Blätter bezeichnet, und in der Tat ist ihre Ähnlichkeit mit solchen oft überraschend; besonders tritt sie hervor, wenn die Glieder

am Rande gekerbt oder gesägt sind, wenn sich eine blattstielähnliche Verschmälerung am Grunde einstellt und der Verlauf der Gefäßbündel noch Mittel- und Seitennerven vortäuscht. Solche Gestaltungen fallen hauptsächlich in den Gattungen Rhipsalis und Phyllocactus auf. Auch viele Opuntia-Arten haben flache Stengelglieder, die aber gewöhnlich wegen ihrer beträchtlichen Dicke weniger an Laubblätter erinnern. (Abb. 109). Zuweilen entwickelt sich bei Opuntia ein kräftiger, runder Stamm, an dem auch die stärkeren Verästlungen noch rund sind, und erst in der Krone tritt die abgeflachte Form der Sprosse auf.

Zu der auffälligen Tracht des Vegetationskörpers der Kaktazeen gesellen sich meist große und lebhaft gefärbte Blüten; beides zusammen hat ihnen die Bezeichnung „Flammendisteln" eingetragen (vergl. die Kaktazeen-Tafel in der Abt. „Pflanzengeographie" dieses Bandes). In der Regel stehen die Blüten einzeln oder zu wenigen vereinigt. Ihre zahlreichen Kelch- und Blumenblätter, die weder in Form noch Farbe scharf geschieden sind, sondern in einer Spirale unmerklich ineinander übergehen, sind wie weiße, purpurrote, zuweilen orangefarbige, rein gelbe oder auch grüne Sonnen ausgebreitet. Aus dem trichterförmig verengten Grunde lugt ein Kranz oder Busch von Staubblättern hervor. Die Blüten von Cereus megalanthus erreichen einen Durchmesser von 40 cm.

Ein Teil der Kaktazeen tritt als baumbewohnende Epiphyten der dichten Urwälder Brasiliens auf, so vor allen die Gattungen Rhipsalis, Phyllocactus, Epiphyllum, auch eine Anzahl von Cereus-Arten. Zum größten Teil enthält die Familie aber Bodenpflanzen trockner Klimate. Die regenarmen Gebiete von Mexiko und die Kampos des inneren und östlichen Brasiliens beherbergen den größten Reichtum. Oft die dürrsten Stellen der Kalkberge des südlichen Mexikos, wo keine andre Vegetation mehr fortkommt, sind mit den stachligen Rasen von Echinocereus conglomeratus überzogen. In ähnlichen Polstern, die durch seitliche Sprossung aus wenigen Individuen hervorgehen, tritt Echinocactus robustus auf. Die kugligen Formen finden sich meist in reinen, aus einer Art bestehenden, oder in artgemischten Gruppen, die zwischen sich den mit Steinen übersäten Felsboden zutage treten lassen. Von ihnen sind besonders häufig die Echinocactus- und Mamillaria-Arten. Opuntien mit ihren Flachgliedern drängen sich dazwischen. Ein andres Bild entsteht, wenn sich Säulenformen höher über dem Erdboden erheben. 5—10 m hoch ragen die völlig unverzweigten Stämme von Cereus gemmatus, dicht nebeneinander wachsend, auf. Mit einem bezeichnenden Bilde nennt man sie in Mexiko „Organos", Orgelpfeifen.

Eine ganz entsprechende Entwicklung haben besonders in der alten Welt, hauptsächlich in Afrika, eine große Artengruppe der Gattung Euphorbia und einige nahe verwandte Gattungen genommen. Viele sind den Kaktazeen äußerlich zum Verwechseln ähnlich. Sowohl kuglige oder ellipsoidische Formen kommen vor als auch Armleuchtergestalten, die man gewöhnlich als Kandelabereuphorbien (Abb. 144) bezeichnet. Bei einigen sind die Zweige stielrund (Euph. tirucalli, Euph. Schimperi); sie erreichen dann gewöhnlich kaum Fingerdicke. Die stärkeren Formen zeigen, wie die Kaktazeen, Höckerbildung und Längsriefung. Diese geht bei den Kandelabereuphorbien häufig so tief, daß die Zweige zwei-, drei- oder mehrflüglig erscheinen, womit sich eine gliederartige Einschnürung verbindet (Abb. 11, 12, 144). Die ältern Äste runden sich allmählich

ab und verlieren infolge oberflächlicher Korkbildung das grüne Aussehen; die Stämme älterer Euphorbienbäume erscheinen meist wie andre Baumstämme. Manche Arten bilden fleischige Blätter, die sie lebenslang behalten; bei andern sind sie von Anfang an rückgebildet und werden bald abgeworfen; an den meisten sind sie nur als Schüppchen erkennbar.

Sowohl unter den Kaktazeen wie Euphorbien stellen die kugligen, durch Riesen und Höcker skulpturierten Formen die Vereinigung zweier ökologisch wichtigen, aber einander widerstreitenden Prinzipien dar. Die Kugelform bietet von allen Körpern im Verhältnis zum Inhalt die kleinste Oberfläche. Sie ist dort angebracht, wo es auf äußerstes Haushalten mit dem Wasser ankommt, und findet sich deshalb in den beiden genannten Familien bei den Bewohnern der trockensten Standorte. Der größtmögliche Körperinhalt wird zur Speicherung großer Wassermengen erfordert, die kleinstmögliche Oberfläche zur stärksten Einschränkung der Verdunstung. Die Kugelform wäre deshalb, wie Goebel auseinandergesetzt hat, die für den Sukkulentenstamm vorteilhafteste, wenn es nur auf Wasseranhäufung und Transpirationsverringerung ankäme. Die Verkleinerung der Oberfläche bedeutet aber zugleich eine Einschränkung des Assimilationsgewebes. Um diesen Nachteil der Kugelform auszugleichen, treten nach Goebel die Riesen und Höcker auf, die im Rahmen jener Form eine Vergrößerung der Assimilationsfläche bedeuten. Wohl mit Recht weist aber Stahl darauf hin, „daß wir mit dieser Annahme nicht ausreichen, um die bei wüstenbewohnenden Stammsukkulenten vorkommende merkwürdige Erscheinung zu erklären, daß einerseits die Oberfläche des Stammes vermindert wird und neben diesem Prinzip gleichzeitig wieder das Entgegengesetzte der Oberflächenvergrößerung zum Ausdruck kommt." Wir müssen zur Erklärung noch bedenken, eine wie hohe Erwärmung die kugligen Sukkulenten zu ertragen haben, die der brennenden Sonne und der Rückstrahlung des glühend heißen Wüstenbodens ausgesetzt sind, zumal ihre grüne Oberfläche die Sonnenstrahlen begierig verschluckt. Daß infolgedessen die Gefahr des Todes nahe liegt, ist durch Ver-

Abb. 110.

Coompassia excelsa (Borneo). Die halbkuglige Krone ragt über alle andern Urwaldbäume hinaus. An dem Zweige rechts ist ein hängendes Bienennest zu erkennen. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

suche nachgewiesen. „Bei den sukkulenten Kaktazeen und Euphorbien wird dieser Gefahr begegnet durch die aufrechte Stellung der kompakten Glieder und ihre durch die Entwicklung von Längskanten und Mamillen ausgezeichnete Oberflächengestaltung, die sowohl die Aufnahme der Sonnenstrahlen erschwert als auch die Ausstrahlung der aufgenommenen Wärme begünstigt. Es tritt hier dasselbe Konstruktionsprinzip in Kraft, das der Techniker beim Bau der Heizungsröhren unsrer Wohnungen anwendet, indem er die von heißem Wasserdampf durchströmten Röhren mit ringförmig vorspringenden Leisten oder andern Fortsätzen versieht, zum Zweck der besseren Ausstrahlung der zugeführten Wärme an die zu heizenden Räume.“ (Stahl.)

Abb. 111.
Ficus Benjamina im Botanischen Garten zu Buitenzorg. (Nach einer Originalaufnahme.)

Wie die Mehrzahl der Kaktazeen, so sind auch die sukkulenten Euphorbien meist mit mehr oder minder langen und starken Stacheln bewehrt, obwohl sie schon in ihrem Milchsaft ein Abwehrmittel tierischer Beschädigungen besitzen. Stahl gibt hierfür folgende Erklärung: „Derartige Fälle von Häufung verschiedenartiger Verteidigungsmittel sind im Pflanzenreich sehr verbreitet. . . . Es liegt der Gedanke nahe, daß in solchen Fällen die Stacheln ihren Trägern nicht bloß von Nutzen sind gegen den Zahn weidender Tiere, sondern überhaupt durch Verhütung der Schädigung ihrer Oberfläche seitens größerer Tiere. Gedenkt man des Schadens, den in unsern Wäldern das Fegen der Hirsche und Rehböcke an jungen Stämmen verursacht, indem diese Tiere, mit dem Geweih auf- und niederfahrend, die Rinde verletzen, so wird man den Vorteil der Bekleidung der fleischigen, zum Teil leicht verletzbaren Stämme der in baumloser Umgebung stehenden Stammsukkulenten nicht gering anschlagen. Man braucht hierbei nicht bloß an die Abwehr fegender Tiere aus dem Hirschgeschlecht zu denken, die ja in Afrika fehlen; auch das gewohnheitsmäßige Reiben und Scheuern von Körperteilen andrer großer Tiere dürfte durch die starke Bewehrung, wenn nicht ganz verhindert werden, so doch nur in weniger gefährdender Weise stattfinden. Für diese Auffassung spricht das Fehlen der Stechorgane bei den kleineren, dieser Gefahr nicht ausgesetzten Euphorbien, wie Euphorbia meloformis, Euph. caput Medusae, den gleichfalls niedrigen Stapelien, dem Echinocactus Williamsii (einer kleinen Kaktazee, die durch ein giftiges Alkaloid geschützt ist). . . .“

Dieser, auch von Goebel geteilten Ansicht kann ich mich nicht anschließen. Denn viele Euphorbien haben nur sehr kleine Stacheln, die scheuernden Tieren eher ein wohltuendes als schmerzhaftes Gefühl bereiten würden. Ferner sind gerade die Stämme der hochwüchsigen Euphorbien glatt, während die Stacheln in der Region der Krone sitzen, an der sich kein Tier scheuern kann. Stacheln als Schutzmittel pflegen aber gerade den Organen eigen zu sein, die sie brauchen, an andern, die der Schädigung entzogen sind, zu verschwinden. Schließlich kommen auch kleinen am Erdboden wachsenden Euphorbien sehr lange Stacheln zu, wie der ostafrikanischen Euphorbia buruana.

Schon eben wurde Stapelia genannt. Es ist dies eine Gattung einer dritten, weder mit den Kaktazeen noch Euphorbiazeen verwandten Familie, die kaktusartiges Wachstum zeigt, der Asklepiadazeen. Auch bei Stapelia (Afrika, besonders im

Abb. 112.
Ficus Benjamina (Java). Bindfadendünne Luftwurzeln hängen in ganzen Büscheln von den Ästen herab.
(Aufnahme von Dr. H. Jensen.)

Süden) und einigen nahe verwandten sukkulenten Gattungen wie Caralluma (Südspanien, Nordafrika über Arabien bis Ostindien), Duvalia (Kapland), Hoodia (Kapland, Angola) und andern tritt Oberflächenvergrößerung durch Kanten- und Höckerbildung ein. Auch die stachlige Bewehrung fehlt ihnen gewöhnlich nicht, obwohl sie von giftigem Milchsaft strotzen, der bei der geringsten Verletzung stark fließt. Die Bestachlung von Hoodia ist sogar starrend dicht, so daß Stahl diese Pflanzen, die durchweg nur niedrig bleiben, mit Unrecht für seine ökologische Theorie der Stachelbildung anführt. Über ihre Bedeutung soll gleich noch einiges gesagt werden. — Die einzeln oder gebüschelt stehenden Blüten der sukkulenten Asklepiadazeen sind nicht selten recht ansehnlich und prächtig gelb, rot, violett oder bunt, zuweilen aber auch trübfarbig und dann mit unangenehmem Aasgeruch ausgestattet.

Die wenigen halbsukkulenten Formen aus andern Familien wie Vitazeen, Passiflorazeen, Kompositen u. a. sind zwar physiognomisch häufig recht auffällig, wie die dickstämmigen oder kletternden Cissus-Arten (Abb. 23), die Vertreter der Gattung Kleinia usw., spielen aber längst nicht die Rolle wie Kaktazeen und Euphorbien, weshalb nicht weiter auf sie eingegangen werden soll.

Doch möchte ich jetzt noch einmal auf die Bestachlung zurückkommen, die viele Steppen- und Wüstenpflanzen so auffällig auszeichnet. Je trockner die Formation ist, um so dorniger wird sie. Es macht keinen Unterschied, welcher Familie die hier wachsenden Pflanzen angehören, fast alle sind sie bewehrt. Gewiß ist es nicht fehlgegriffen, in dieser Dornausrüstung ein Schutzmittel gegen Tierfraß zu erblicken. Wo das Wachstum und die Regeneration infolge mangelnder Feuchtigkeit so träge vor sich geht wie an den genannten Standorten, muß die Vegetation gegen weidende Tiere mit den wirksamsten Schutzmitteln gerüstet sein. Besonders den kleinen hakigen Dornen an den holzigen Teilen vieler Mimosoiden, Rhamnazeen, auch Dioskoreazeen, Asparageen und andrer wird man Schutzwirkung zuschreiben müssen.

Die langen pfriemenförmigen Dornen, wie sie so vielen Sukkulenten zukommen, aber auch an laubigen Pflanzen, z. B. Akanthazeen zu finden sind, ferner auch die Dornzähne der Blätter, scheinen mir aber noch andre Aufgaben zu haben, und es ist mir kaum zweifelhaft, daß diese nicht ihre Hauptaufgaben sind. Von den Dornen der Kaktazeen, die deren Kugelkörper häufig wie ein Gitter umgeben, hat man angenommen, daß sie den Wasserdampf der Luft verdichten; denn sie kühlen sich durch die nächtliche Ausstrahlung unter die Temperatur der Luft ab. Daß diesen Gewächsen damit, falls sie das an ihrer Oberfläche haftende Wasser aufzunehmen vermögen, an ihren dürren Standorten ein wichtiger Dienst geschähe, liegt auf der Hand. Sicher haben die langen, pfriemlichen Dornen aber eine andre Wirkung, die ebenfalls auf ihrer Fähigkeit beruht, große Wärmemengen auszustrahlen: sie vermögen die Pflanzen vor Überhitzung zu bewahren. Es war oben schon erwähnt worden, daß das zarte Fadenkreuz eines Fernrohrs auch dann keinen Schaden leidet, wenn man es in den Brennpunkt der Objektivlinse bringt; so kräftig leitet es infolge seiner verhältnismäßig außerordentlich großen Oberfläche die Wärme ab. Diese Fähigkeit haben alle langen, dünnen, pfriemlichen Körper. Welcher Erhitzung die gerade den trockensten Boden bewohnenden Kugel-Kaktazeen ausgesetzt sind, haben wir eben gesehen. Ein solcher Wärmeschutz aber ist für alle Wüsten- und Steppenpflanzen von Vorteil. Dieselbe Wirkung werden auch die fasrigen Fäden ausüben, die von den Blatträndern mancher Steppenpflanzen ausgehen, so bei Yucca filamentosa, Agave filifera u. a. (Abb. 24.)

Als Schutzmittel gegen Tierfraß wurde eben auch der Milchsaft erwähnt. Bei dieser Gelegenheit mögen die Ansichten über seine Aufgaben im Pflanzenleben besprochen werden. Unter Milchsaft verstehen wir eine Emulsion, d. h. feinste Verteilung und innigste Mischung verschiedner Stoffe wie Gummi, Harze, Kautschuk, Fett, Gerbstoff, Eiweiß, Stärke, Alkaloide usw. mit Wasser. Die Flüssigkeit hat nicht nur milchartige Konsistenz, sondern gewöhnlich auch milchiges, nur selten gelbliches oder rötliches Aussehen. Nach dem Ausfließen des Saftes aus der Pflanze gerinnt er mehr oder weniger schnell. Im Pflanzenkörper ist er in besondern Gefäßen, den Milch-

röhren oder Milchsaftschläuchen, enthalten. Ihr Vorkommen ist auf ganz bestimmte Familien, ja selbst Unterfamilien beschränkt, nämlich auf die Moraceen, Papaveraceen, Euphorbiaceen, Karikaceen, Apocynaceen, Asklepiadaceen und einen kleinen Teil der Kompositen. Daraus ersieht man, daß bei weitem die Mehrzahl milchender Pflanzen den Tropen angehört.

Als Hauptbedeutung des Milchsafts hatte de Vries den Wundverschluß infolge des Gerinnens angenommen. Dagegen stellte Schwendener fest, daß sich die Milchröhren selbst bei Verletzung auffällig rasch durch Wandbildung abschließen. Bernard verweist auf die Erfahrung der Kautschukpflanzer, daß Wunden, die nach

Abb. 113.
Urwald bei Amani (Ostafrika). Die weißen Säulenstämme leuchten auffällig aus dem dunklen Grün hervor.
(Zur Verfügung gestellt vom Kolonial-wirtschaftl. Komitee, Berlin.)

Entfernung des getrockneten Milchsaftes geteert werden, besser gegen Infektion geschützt sind und schneller vernarben als unter der Milchsaftkruste. Als Schutzmittel gegen Tierfraß will Stahl den Milchsaft aufgefaßt wissen, und Kniep hat sich dem angeschlossen. Nun ist aber bekannt, daß manche Milchsäfte sehr reich an Eiweiß sind und wenig oder gar nicht bitter schmecken, so daß sie sogar vom Menschen wie Milch getrunken werden können, wie der des „Kuhbaums", Brosimum galactodendron, in Venezuela. So gibt es denn auch unter den Tieren eine große Anzahl von „Spezialisten", gegen die Milchsaft nicht schützt. Es soll nicht bestritten werden, daß Milchsaft wirklich ein Schutzmittel gegen Tierfraß bilden kann, doch liegt kein zwingender Grund vor, darin seinen Hauptzweck zu sehen.

Vielleicht können die Milchsaftschläuche gelegentlich auch bloße Sekretbehälter zur Aufnahme nicht weiter verwendbarer Enderzeugnisse des Stoffwechsels darstellen. Dagegen, daß sie dem in erster Linie dienen, scheint die Tatsache zu sprechen, daß Sekretbehälter sonst Anzeichen von Hypertrophie und anormale Kerne aufweisen, die den Milchröhren nicht zukommen. Zu jener Auffassung war man gekommen, weil die Milch der Pflanzen so viele Stoffe enthält, die nach unsrer bisherigen Kenntnis nicht assimilierbar sind. Nun hat aber Harries in jüngster Zeit einen Zusammenhang des Kautschuks mit Kohlehydraten aufgedeckt, und Weevers hat selbst von Alkaloiden wie Theobromin und Koffein nachgewiesen, daß sie als stickstoffhaltige Reservestoffe aufzufassen seien. So wissen wir auch, daß der Milchsaft des Mohns beim Absterben der Pflanze alkaloidfrei ist. Aus diesen Gründen hat in letzter Zeit die von Haberlandt aufgestellte Ansicht neue Anhänger gewonnen, nach welcher dem Milchsaft eine ernährungsphysiologische Aufgabe zukommt. Haberlandt war auf sie geführt worden, weil er öfter augenfällige Anlehnung des Milchröhrensystems an die andern Leitungsbahnen der Pflanzen beobachtet hatte. Auch durch Versuche wurde diese Auffassung gestützt. Treub stellte fest, daß in verdunkelten Euphorbien die im Milchsaft vorhandne Stärke verloren ging. Bernard kultivierte Manihot, Ficus, Hevea, Castilloa und andre im Dunkeln und kohlensäurefrei und fand stets die Dicke des Milchsaftes und seinen Eiweißgehalt verringert, Stärkekörner deutlich angegriffen. Als Gegenversuch ernährte er Euphorbia-Pflänzchen so gering, daß sie nicht mehr wuchsen, aber lebhaft assimilierten, und erzielte dicken inhaltsreichen Milchsaft.

Abb. 114.
Carica papaya, Melonenbaum. Weibliches Exemplar, an dem die Blüten und Früchte auf kurzen Stielen in den Blattachseln stehen.
(Aufnahme von Carl Krebs.)

Schließlich besteht noch eine andre, nicht unbegründete Auffassung, die den Milchsaft als Schutzmittel gegen Verdunstung anspricht. Olsson-Seffer hatte sie im Anschluß an einen Gedanken Nägelis zuerst geäußert. Freeman schloß sodann aus der in Südamerika gemachten Erfahrung, daß Castilloa in dauernd feuchten Gegenden weniger Milchsaft gebe, als in solchen mit Trockenzeiten, daß der Milchsaft einen Wasservorrat darstelle, dessen sich die Pflanze in trocknen Zeiten bediene. In neuester Zeit hat Fickendey diesen Gedanken wieder aufgenommen, indem er an die

Krausſche „Schwellungsperiode“ anknüpft, d. h. an die Beobachtung, daß im Zuſammenhang mit dem wechſelnden Waſſergehalt der Pflanzen tägliche Schwankungen des Volumens ſich zeigen. Kraus beobachtete ein abendliches und ein vor Tagesanbruch liegendes (ſtärkeres) Maximum der Schwellung. Begründet ſind dieſe Schwankungen des Volumens in der Verſchiedenheit der Tranſpirationsſtärke, die durch Regen und Entlaubung, ſtarke Beſonnung und andre Umſtände beeinflußt wird. Nun fallen bei den Kautſchukbäumen die Maxima der Schwellung mit günſtigen Zapfzeiten zuſammen: nach Regen und bei Entlaubung fließt der Saft ſtärker. Fickendey nimmt an, daß der aufſteigende Waſſerſtrom im Stamm während der Nacht bei der abnehmenden Tranſpiration eine Stauung erfahre und das Waſſer von den Milchröhren aufgenommen werde. Danach müßte die Milch des Morgens um ſo reichlicher fließen, je mehr des Nachts die Verdunſtung abnimmt.

Abb. 115.
Sterculia Wigmanni (Java) mit niſchenbildenden Brettwurzeln.
(Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernſt.)

Nach dieſer Erklärung müßte die Durchläſſigkeit der Milchröhrenwand für Waſſer ſehr groß ſein; Zartheit der Wand würde den Durchtritt erleichtern. Nun ſind aber gerade die Membranen der Milchröhren ſehr dick. Eine einfachere Erklärung des ſtärkeren Fließens der Milch bei herabgeſetzter Tranſpiration ſcheint mir dies zu ſein: Durch Anſtauung des Waſſers wird der Druck in den Pflanzengeweben größer und dadurch bluten die Wunden beſſer aus. Eine gewiſſe Verwäſſerung der Milch kann hinzukommen, ohne daß ſie eine Bedeutung für die Tranſpirationsregulierung zu haben braucht. Warum müſſen es gerade Milchröhren ſein, die das überſchüſſige Waſſer aufnehmen? In ihnen ſind viele in Waſſer unlösliche Stoffe vorhanden; das osmotiſche Feſthalten des Waſſers würde in gewöhnlichen Zellen mit ihren Salzlöſungen viel beſſer geſchehen können.

Gedacht ſei hier auch des „Wundreflexes“ bei Hevea. Schneidet man bei dieſem Baum eine Rindenwunde am nächſten oder übernächſten Tage von neuem an, ſo fließt die Milch ſtärker als bei der erſten Verwundung; eine dritte und vierte Erneuerung der Wunde gibt eine weitere Steigerung des Milchfluſſes, bis eine maximale Ständigkeit eintritt. Die Kautſchukkultur macht ſich dieſe Beobachtung beim Zapfen

der Hevea zunutze; der Sinn der Erscheinung für das Leben der Pflanze ist noch gänzlich unaufgeklärt.

Die am Anfang dieses Abschnitts geschilderten Pflanzen pflegen wir als Stammsukkulenten im eigentlichen Sinne zu bezeichnen. Außer ihnen gibt es eine ganze Reihe baumartiger Gewächse, deren Stamm zum Wasserspeicher ausgestaltet ist, ohne die Baumstammform zu verlieren; er wird nur massiger, klobiger und trägt nicht selten eine im Verhältnis dazu auffallend kleine Krone. In andern Fällen tritt nicht gerade ein Mißverhältnis zwischen Stamm und Krone ein, es herrscht vielmehr eine wohlgefällige Abstimmung: die Krone kann eine verhältnismäßig sogar mächtige Ausbreitung gewinnen, wie beim Affenbrotbaum (Adansonia digitata, Abb. 3), man wird sie dennoch für den plumpen Stamm nicht übermäßig groß finden. Die Einschränkung der Krone bedeutet natürlich eine Herabsetzung der Transpiration.

Abb. 116.
Uapaca Kirkiana (Ostafrika). Die ganzrandigen, ledrigen Blätter stehen schopfig an den Zweigenden.
(Aufnahme von Geheimrat Dr. W. Busse; zur Verfügung gestellt vom Kolonial-wirtschaftl. Komitee.)

Seine Aufgabe als Wasserspeicher kann der Stamm dadurch erfüllen, daß seine beträchtliche Holzmasse schwammig weich ist und von einer dicken als Verdunstungsschutz dienenden korkigen oder fasrigen Rinde umschlossen wird. Bei Adansonia kann sie 6 bis 8 cm Stärke erreichen. Übrigens stellt die Familie der Bombakazeen, zu der der Affenbrotbaum gehört, eine ganze Anzahl Arten mit solcher Stammform. Ceiba und Bombax haben zwar im Verhältnis zu ihrer Höhe keine unförmig dicken Stämme, gehören aber doch zu den stärksten Bäumen der Tropen. Merkwürdig tonnenförmig angeschwollen ist dagegen der bis 20 m hohe und 5 m dicke Stamm von Cavanillesia arborea in den brasilianischen Catingas und Chorisia-Arten in Argentinien (vergl. Abb. 23 der Abt. „Pflanzengeographie" dieses Bandes).

Wasserspeicher bilden auch die Stämme der Drachenbäume und mancher baumförmigen Aloe-Arten, wie A. dichotoma im trocknen Südafrika, wo auch

die Vitazee Cissus Kramerianus vorkommt, die, während fast alle ihre Gattungsverwandten Kletterpflanzen sind, einen kleinen, außerordentlich plumpen Baum mit wenig entwickelter Krone bildet. Die Tonnenform im kleinen, mit baumartig verzweigter Krone, wiederholt die nur etwa 2 m Höhe erreichende Dorstenia gigas (Moracee), die auf Sokotra zwischen Steinen und Felsen wächst; die meisten Arten dieser Gattung gehören als kleine Kräuter der Bodenvegetation des schattigen Waldes an. Dieselben Standorte auf Sokotra bewohnen die plumpen, bis 6 m hohen fleischigen Stämme von Dendrosicyos socotrana (Kukurbitazee). Sehr neigt zu massiger, knolliger Ausbildung des Stammes auch die Passiflorazeen-Gattung Adenia, am auffälligsten die in der trocknen Dornsteppe Ostafrikas wachsende A. globosa Abb. 14, 70, 71). Wie ein Steinblock, oft von metermächtigen Ausdehnungen, liegt der Stamm auf dem Erdboden, nach unten eine kräftige Pfahlwurzel entsendend, nach oben an verschiednen Stellen kaum handlange, armdicke Äste, die sich sofort in ein Gewirr kräftiger, bedornter Zweige auflösen; sie überwuchern den Knollenstamm der Pflanze selbst gänzlich und klettern mehrere Meter hoch in die Baumkronen. Mit ihr zusammen wächst die Ikacinazee Pyrenacantha malvifolia (Abb. 16). Ihr Knollenstamm ist viel kleiner und nicht so ungleichmäßig gestaltet wie der von Adenia globosa, hat vielmehr die regelmäßige Gestalt eines bauchigen Tongefäßes; äußerlich erscheint er nicht grün und mit großen Lentizellen übersät wie bei jener, sondern glatt und bräunlich, wie mit Leder überzogen.

Schließlich wäre noch eine weniger ausgeprägte Sukkulentenform zu erwähnen, die wir als Sarcocaulon-Stamm bezeichnen können, weil sie für die südafrikanische Geraniazeen-Gattung Sarcocaulon kennzeichnend ist. Meist strauchige Gewächse weisen sie auf. Bei ihr treten keine starken, knolligen Bildungen auf, oder höchstens am Grunde halb unterirdisch. Die Zweige des Stammes, die in regelrechter Weise sich bilden, erscheinen nur etwas angeschwollen und stets von einer dicken, glatten, wieder an Leder erinnernden Rinde überzogen. Außer Sarcocaulon stellen sich manche südafrikanische Pelargonium-Arten so dar, ferner andre Steppen- und Wüstenpflanzen wie Adenium (Apocynazee, Abb. 15), Adenia (Passiflorazee), Monadenium (Euphorbiazee), in geringerem Maße manche ziemlich hohen baumstrauchigen Sterculia-Arten (Abb. 16).

5. Der tropische Laubbaum.

Mit Recht hat Haberlandt gesagt, daß für die physiognomische Kennzeichnung der tropischen Vegetation kein andrer Umstand von so allgemeiner Bedeutung ist als die Form und Verzweigung der Laubbäume. „Gewiß spielen Palmen und Bambusen, die Farnbäume, Lianen und epiphytischen Gewächse in der Physiognomie des Pflanzenkleides der Tropen eine hervorragende Rolle; ihren Grundzug bestimmen sie jedoch nicht. Denken wir uns diese auffälligen Pflanzenformen in einen mitteleuropäischen Hain oder Hochwald hinein versetzt", sie würden den, der die Tropenwelt mit eignem Auge geschaut hat, den auffallendsten Zug der tropischen Vegetation doch vermissen lassen. Diese Wirkung beruht vor allem auf der Mächtigkeit und Stammform vieler tropischer Laubbäume, auf ihrer eigenartigen Verzweigung und Kronenbildung, schließlich auf der Größe, besonders aber der Stellung und Beschaffenheit des Laubes.

Durch Höhe und Mächtigkeit zeichnen sich vor allen die tropischen Urwaldbäume aus; sie treiben sich infolge des dichten Standes selbst in die Höhe, und mancher hat das Bedürfnis, noch über die andern in den sonnigen Raum hinauszuragen. Wohl der höchste Baum des malaiischen Waldes ist die Leguminose Coompassia excelsa, deren Kuppelkrone sich über alle anderen erhebt und deshalb auch mit Vorliebe von den Bienen zum Nestbau benutzt wird (Abb. 110). Zu den Riesen gehört auch der javanische Rasamalabaum, Altingia excelsa. Im Amazonasgebiet zeichnet sich die Gattung Bertholletia durch Höhe aus. Spruce maß einen Stamm, der vom Grunde bis zu

Abb. 117.
Plumiera alba. Die ganzrandigen, ledrigen Blätter stehen schopfig an den Enden der langen Zweige.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

50 Fuß Höhe einen gleichmäßigen Umfang von 42 Fuß hatte und sich erst bei 100 Fuß zu verzweigen begann. Ein ihm unbekannter Baum war 175 Fuß hoch. Pechuel-Lösche nahm in Afrika von einem hingestreckten Waldriesen folgende Maße: Höhe des noch stehenden Stumpfes 6 m, Länge des liegenden Stammes bis zu den ersten Ästen 42 m, Höhe der Krone, soweit sie noch meßbar war, 20 m; Umfang des Stammes mit den Wurzelstützen 2 m über der Erde 18 m, Umfang des walzenrunden Stammes am untern Ende 5,30 m, dicht unterhalb der ersten Äste 4 m. Die äußersten Zweige dieses Baumes ragten also mindestens 68 m hoch in die Luft. Zu den mächtigsten Gestalten gehören Ficus-Arten, weniger durch ihre Höhe als durch den Umfang ihrer Krone (Abb. 40), den sie im Gegensatz zu den meisten Urwaldbäumen erreichen. Die weit ausgreifenden

Äste legen sich dann nicht selten ein Stützensystem zu, so beim indischen Waringin, Ficus Benjamina (Abb. 111); aus ihrer Unterseite wachsen Luftwurzeln zu Boden, die zunächst bindfadendünn sind (Abb. 112), nach dem Eindringen in die Erde aber so erstarken, daß sie eine ganze Säulenstellung bilden, auf der die Krone ruht. Aber nicht nur als Stütze, sondern auch bei der Ernährung der Krone können sie solche Bedeutung erlangen, daß der Hauptstamm sich gar nicht weiter verdickt und vor ihnen auszeichnet, ja zuweilen ganz abstirbt; auch das Grundstück des Astes zwischen dem ursprünglichem Stamm und den Stützwurzeln bleibt häufig im Dickenwachstum zurück. Nicht selten trifft eine Luftwurzel eines höheren Astes auf einen tieferen auf, verwächst mit ihm und wird allmählich zu einer Aussteifung zwischen beiden (vergl. Tafel). Auch der Banyan, Ficus bengalensis, bildet Säulenwurzeln aus. Von ihm ist ein Exemplar bekannt, dessen Krone über 500 m Umfang hat. Das entspricht einem Halbdurchmesser von 80 m und einer gedeckten Fläche von 2 Hektar, auf denen mehr als 100000 Menschen Platz finden können.

Andre Arten breiten ihre wenn auch nicht so riesenhaften, so doch immer noch gewaltigen Kronen frei im Raume aus. Nach Rosens Beschreibung der ostafrikanischen Worka, Ficus dahro, recken sich auf dem oft 3 bis 5 m Durchmesser haltenden Stamm die Äste vorwiegend horizontal aus. Sie erreichen eine Länge von 20 bis 30 m, so daß die an 1000 Zentner schwere Krone der größten Bäume mehr als einen Morgen Landes bedeckt.

Daß die Bäume stets feucht-heißer Tropengebiete sehr schnell wachsen, war schon oben an einigen Beispielen gezeigt worden (Abb. 1). Genaue Zahlen stehen mir weiter nicht zur Verfügung. In Java sah ich einen nachweislich einige 40 Jahre alten Bestand von Ficus elastica, dessen Bäume ich auf etwa 30 m Höhe schätzte. Auch über die Altersgrenze, die die Bäume in den Tropen erreichen können, gibt es wohl kaum zuverlässige Angaben; Zonen des Holzes, die Jahresringen entsprechen, finden sich ja in den meisten Fällen nicht. Die Regel, die in vielen Fällen für Organismen gilt, daß einem langsamen Heranwachsen und Ausreifen ein langsames Altern entspricht und umgekehrt, wird sich ohne Zweifel auch auf den Baumwuchs anwenden lassen. Danach würden die meisten Bäume des tropischen Urwaldes wohl kaum ein Alter erreichen, das nach Jahrhunderten zählt. Anders steht es höchst wahrscheinlich mit manchen langsam wachsenden Bäumen der Steppe. Doch ist das früher auf mehrere tausend Jahre geschätzte Alter starker Affenbrotbäume in Zweifel gezogen worden.

Was den Stamm der tropischen Laubbäume betrifft, so wiegt beim Hochwuchs des Urwaldes der hohe, grade Säulenstamm vor, der meist eine glatte, nicht sehr dicke und helle Rinde besitzt (Abb. 3). Eine Eigentümlichkeit vieler Urwaldstämme ist das Auftreten strebepfeilerartiger Brettwurzeln, hauptsächlich bei den Morazeen, Leguminosen, Sterculiazeen und Bombakazeen. Zuweilen greifen die Brettwurzeln viele Meter weit um den Stamm aus, sind aber kaum einen Meter hoch, wie bei vielen Ficus-Arten, Sterculia-Arten (Abb. 33 u. 115) und Leguminosen, in andern Fällen, z. B. bei Ceiba, ziehen sie sich bis fast unter die Krone hinauf und geben dem Baum zuweilen eine groteske Form. „Wie Wände — schreibt Pechuel-Lösche — treten tafelähnliche Strebepfeiler an den größeren Bäumen hervor, nach unten weiter und weiter bis zu 3 und 4 m Entfernung ausstrahlend. Bald radiär verlaufend, bald wunder-

lich gewulstet und gebogen, bilden sie um den Stamm Nischen und Kammern, in welchen eine mäßig große Karawane genügend Raum zum Lagern findet."

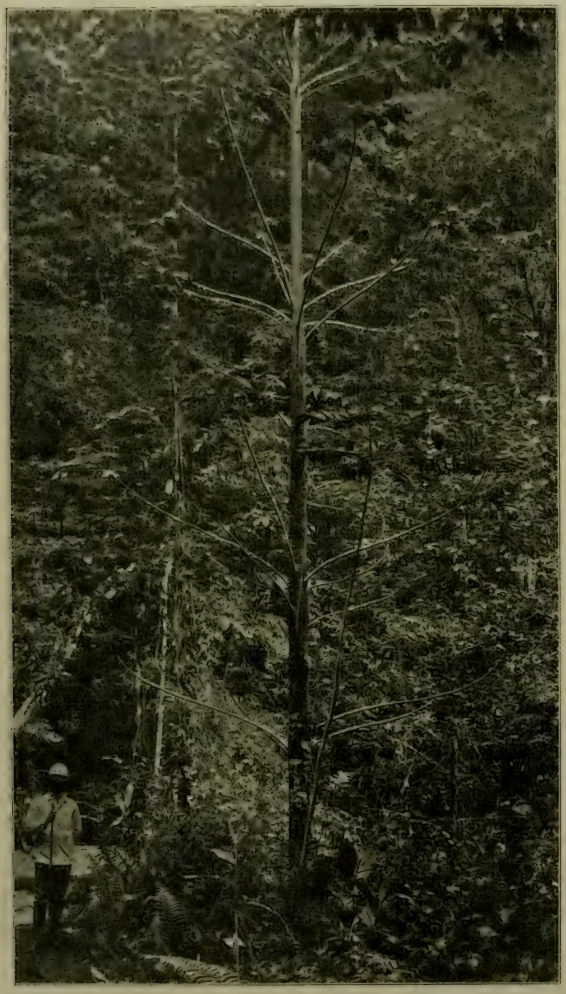


Abb. 118.
Cyllcomorpha parviflora (Ostafrika). Die Krone ist etagenförmig aufgebaut, die Blätter sitzen schopfig an den Enden der langen Zweige.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Die Vermutung, daß die Streben den Baum gegen Windgewalt stützen sollen, liegt nahe, zumal die Urwaldbäume vielfach eine flache Bewurzelung aufweisen; den Laurazeen, deren Wurzeln immer tief in den Boden gehen, fehlen sie. Auch dadurch scheint diese Ansicht bestätigt zu werden, daß die Brettwurzeln an den Stämmen erst auftreten, wenn sich die Krone in die oberste Waldschicht oder in die freie Luft erhebt. Doch findet man sie andrerseits auch an Baumarten, die geringere Höhe erreichen und solcher Stützen nicht bedürfen.

In Savannenwäldern und noch offeneren Formationen, die jährlich Trockenzeiten durchzumachen haben, bleiben die Stämme viel niedriger, lösen sich bei den Schirmbäumen zuweilen schon kurz über dem Boden in Astwerk auf. Auch grade und glatt sind sie meist nicht, sondern wachsen gewöhnlich etwas krüpplig oder knorrig und zeigen meist eine ziemlich dicke, rissige oder schuppige Borke (Abb. 84). In der Regel sind sie noch heller gefärbt als die Urwaldstämme. „Unwill-

kürlich — sagt Haberlandt — vergleicht man dieses helle Rindenkleid mit dem eignen weißen Tropenanzuge"; und in der Tat erfüllen beide denselben Zweck: Rückstrahlung der Wärme. Wenigstens gilt das für die Rinde der Savannenbäume. Die auffällig helle Farbe der Urwaldstämme, die den Sonnenstrahlen wenig ausgesetzt sind, muß andre Gründe haben.

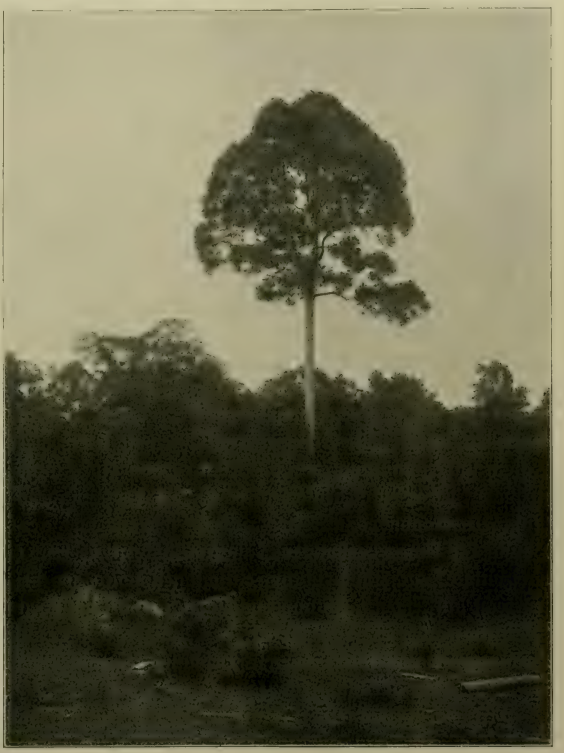


Abb. 119.
Durio zibethinus (Malaiisches Gebiet), der berühmte Stinkfruchtbaum. Krone eiförmig-kuglig.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Von noch größrer Bedeutung als die Stammbildung ist für die Physiognomie der tropischen Vegetation die Verzweigung der Holzgewächse. Wir hatten schon eine Reihe baumförmiger Gewächse kennen gelernt, die sich überhaupt nicht oder nur ausnahmsweise verzweigen: Farne, Zykadazeen, Palmen. Auch unter den dikotylen Bäumen findet sich eine Anzahl unverzweigter, meist kleinerer Formen. Eins der bekanntesten Beispiele ist der Melonenbaum (Carica papaya, Abb. 71 u. 114); ferner verhalten sich viele Araliazeen so, in Amerika die meisten Theophrastazeen. Palmenartigen Wuchs wird auch der Sapindazeen-Gattung Tripterodendron in Brasilien und der Ochnazee Cespedesia Bonplandii zugeschrieben. Andre, wie die Leguminosen Albizzia und Schizolobium, die Morazee Cecropia und die Loganiazee Anthocleista verhalten sich wenigstens in der Jugend so.

Das ganze Leben solcher Bäume ist auf eine einzige Knospe gestellt, ein Wagnis, das die Natur nur bei den günstigsten Vegetationsverhältnissen unternehmen kann. Gewöhnlich vermögen die Holzgewächse Tausende von Knospen hervorzubringen. Wenn sich alle diese zu fortbestehenden Zweigen entwickelten, so wäre die Krone eines Baumes in wenigen Jahren ein undurchdringliches Flechtwerk. Das Fortschreiten

der Verzweigung, wenn es ungehindert vor sich ginge, müßte in geometrischer Reihe erfolgen. So müßte, wenn jeder Sproß in jedem Jahr nur ein System von Seitensprossen bildet, eine hundertjährige Eiche 99 Zweigordnungen aufweisen. Tatsächlich besitzt sie nur 5 oder 6; denn der Verzweigung wird von der Natur eine Grenze gesetzt, damit das Laub auch in tieferen Regionen der Krone die zum Leben nötige Lichtmenge erhält. So hat nach Wiesner die Lärche nur 3—4 Zweigordnungen, die Silberpappel 5, Roßkastanie und Stieleiche 6, die Feldrüster, Esche und Weißbirke 7, die Hainbuche und Rotbuche 8. Eine höhere Zweigordnung als 8 konnte Wiesner bei keinem unsrer heimischen Bäume beobachten.

Bei den tropischen Holzgewächsen erfährt die Verzweigung noch größere Einschränkung. Vier oder gar fünf Zweigordnungen sind schon recht selten. Häufig werden ihrer 3 ausgebildet (z. B. bei Strombosia, Cinchona, Jagera, Hopea). Nur einmalige Gabelung findet sich bei manchen großblättrigen Vernonia-Arten, in den Gattungen Garcinia, Brownea, Cocoloba. Der nächste Schritt führt dann zu der schon besprochnen Palmentracht. — Die Ursachen der Zweigreduktion sind verschieden; in den Tropen spielt eine große Rolle die bei tropischen Holzgewächsen sehr verbreitete sympodiale Sproßbildung. Äußerlich hat die stärkere Unterdrückung seitlicher Verzweigung eine Verlängerung der Hauptäste zur Folge; oft erscheinen sie wie lange Ruten, die an der Spitze einen Blattschopf tragen (Abb. 116, 117, 118). Dazu nehmen sie häufig eine eigenartige Wachstumsrichtung an, die durch die Neigung zum Aufwärtsstreben ihren Stempel erhält. Im dichten Urwald spitzt sich ja der Kampf ums Dasein stark zum Kampf um das Licht zu. Es gibt Bäume, oder wohl richtiger Baumsträucher, deren Äste ebenso senkrecht wie der Stamm und dicht an ihm emporwachsen. Nicht selten kommt es zu Verwachsungen, woraus ein dicker Scheinstamm entstehen kann. Häufig kann man beobachten, daß bei Bäumen die Äste erster Ordnung zunächst fast horizontale Wachstumsrichtung einschlagen, bald aber mehr oder weniger unvermittelt senkrecht aufsteigen. In andern Fällen, wie bei manchen Cinnamomum-Arten, der Sterkuliazee Argyrodendron, der Burserazee Garuga, sterben die Äste erster Ordnung ab und solche zweiter Ordnung setzen sie in aufstrebender Richtung fort. So entsteht ein durchsichtiger Kandelaberaufbau der Verzweigung.

In einem Wechselverhältnis zur Einschränkung der seitlichen Verzweigung steht die Belaubung. Wo mit dem Auftreten höherer Zweigordnungen die Dichtigkeit der Krone zunimmt, wird ihr eine schwächere Durchleuchtung zuteil. Da nun, wie Wiesner gezeigt hat, zur Entfaltung der Laubknospen eine für jede Pflanzenart feststehende Beleuchtung nötig ist, so werfen die stärker verzweigten Bäume das Laub, besonders in solchen Gebieten, wo die Lichtintensität zur Zeit der Laubentfaltung niedrig ist. In den Tropen, wo das ganze Jahr eine annähernd gleiche und zwar sehr hohe Lichtstärke herrscht, sind immergrüne Bäume viel häufiger. Der letzte Grund für den Laubfall überhaupt kann darin jedoch nicht liegen; sonst müßten in den stärker durchleuchteten Steppengebieten mehr immergrüne Holzgewächse auftreten als im tropischen Urwald. Der angegebne Zusammenhang zwischen Entlaubung und Verzweigung besteht aber auch hier: die laubwerfenden Bäume der Steppe weisen höhere Zweigordnungen auf als die immergrünen des Waldes; und die im Wald auftretenden laubwerfenden Bäume, wie Ceiba pentandra, haben eine Krone, die an die der Sommergrünen erinnert.

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Xylocarpus granatum, Mangrovebaum mit senkrecht aufstrebenden Atemwurzeln

(Zeichnung von R. Öffinger nach einer Aufnahme von J. Schmidt in Schenk-Karsten „Vegetationsbilder")

Damit hängt dann auch die Verteilung des Laubes zusammen: die höhere Zweigordnung der laubwerfenden Bäume bringt es mit sich, daß Zweige und damit Laubmassen auch im Innern der Krone stehen. Immergrüne Bäume sind dagegen nur am Umkreis der Krone belaubt (Abb. 121); nur hier werden Knospen gebildet, weil sie nur hier die zur Entwicklung nötige Lichtmenge genießen.

In einem einfachen Verhältnis zum Grade der Verzweigung steht die Größe der Blätter: mit der Einschränkung der Verzweigung steigt die Möglichkeit, aber auch die Notwendigkeit der Blattvergrößerung. Die größten Blätter haben die gänzlich unverzweigten Schopfbäume, wie Baumfarne, Palmen, Bananen, aber auch Dikotylen, wie die erwähnten Theophrastazeen, Vernonien, Carica (Abb. 71 u. 105).

Abb. 120.
Eusideroxylon Zwageri, Eisenholzbaum (Borneo). Walzenkrone.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Verzweigung und Laubverteilung sind die Grundlagen für die Kronenform. Der tropische Laubbaum tritt vorwiegend in drei Formen auf: zerrissenkronig, kugelkronig und schirmkronig; eine vierte, nicht so häufige, aber nicht weniger ausgezeichnete Form stellt die Etagenkrone dar, wie sie bei uns den Nadelbäumen eigen ist.

Die zerrissne Krone schließt sich am engsten der Schopfkrone an, für welche die Palmen das Musterbeispiel sind. Sie kommt dadurch zustande, daß die Krone nur zwei, drei oder wenig mehr Äste aufweist, die auseinanderstreben, je einen Blattschopf tragen

und ständig weiter wachsen. Das Ganze schließt sich nicht zu einer einheitlichen Krone zusammen, sondern scheint aus ebenso vielen Blattkronen zu bestehen wie Äste vorhanden sind. Auffällig zeigen diese Form einzelne als kleine Bäumchen wachsende großblättrige Vernonia-Arten. Aber auch bei größeren Bäumen mit reicherer Verzweigung kann der Eindruck einer gewissen Zerrissenheit bestehen bleiben. In diesem Falle wölben sich aus der im ganzen meist kugligen Krone die Laubmassen ganzer Ästsysteme hervor. Man könnte solche Krone, die z. B. bei Mangifera indica, Olea chrysophylla (Abb. 22) vorkommt, als Haufenkrone bezeichnen.

Abb. 121.
Myrianthus arboreus (Kamerun). Das Laub der halbkugligen Krone ist an die Peripherie gerückt, wie besonders auf der linken Seite zu sehen ist.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Kugelkronen zeichnen zumeist die Bäume des Urwaldes aus. Nur in seltnen Fällen natürlich sind sie kugelrund; meist mehr oder weniger eiförmig (Abb. 119) oder etwas walzlich, nicht selten halbkuglig (Abb. 110 u. 121). Ausgeschlossen ist die Kugelkrone von den offnen Formationen aber durchaus nicht. Ja gerade dort tritt sie zuweilen in mathematischer Korrektheit auf, wie ich sie, an laubhaltenden Kapparidazeen-Bäumchen in Ostafrika oft bewundert habe. Sie scheinen auf immergrüne Bäume beschränkt zu sein. Selbst feinblättrige Leguminosen wenn sie immergrün und dichtbelaubt sind, tragen eine Kugelkrone, wie Tamarindus indica (Abb. 79).

Andrerseits gelangt gerade bei den feinblättrigen Leguminosen, Mimosoideen und Caesalpinioideen, die einen Hauptbestandteil der Savannenvegetation ausmachen, die Schirmkrone (Abb. 122) zur schönsten Ausgestaltung. Wo sie sich an der Zusammensetzung des Urwaldes beteiligen, tragen sie die Schirmform der Krone auch in diese Formation hinein. Sie gehören dann gewöhnlich zu den Riesen des Waldes,

die ihr Laubwerk in der Höhe ausbreiten, wie Parkia biglobosa und Macrotropis sumatrana im malaiischen Wald. Zuweilen versuchen diese Leguminosen dann auch die Kugel- und Schirmkrone zu vereinigen, z. B. Coompassia excelsa (Abb. 110).

Die Schirmkrone kommt dadurch zustande, daß sich der Stamm in einer gewissen Höhe in einzelne etwa gleich starke Äste auflöst, die gleichmäßig leicht bogig aufsteigen; dadurch greifen sie meist weit aus. Jeder dieser starken Äste verzweigt sich wieder in derselben Weise, aber einseitig nach oben schauend. Die Folge davon ist, daß die inneren Verzweigungen, die Teilkronen, in stumpfem Winkel wieder auf die Mitte des Baumes zu wachsen. Da nun die letzten Auszweigungen der Teilkronen sowohl unter sich als auch mit den übrigen mehr oder weniger in einer Fläche liegen, so erscheint die ganze Krone oben flach wie ein Tisch, zuweilen sogar ein wenig trichterförmig vertieft. Die Gesamtheit der Äste bildet eine umgekehrte Pyramide.

Abb. 122.
Schirmakazie in Ostafrika. (Aufnahme von Dr. Kochan.)

Die Etagenkrone kommt so zu stande, daß der Hauptstamm bis zur Spitze durchgeht und mehrere Quirle etwa gleich starker Äste trägt. Sie tritt mehr oder minder ausgesprochen auf bei vielen Arten der in der alten Welt heimischen Combretazeen-Gattung Terminalia, die meist offne Gebiete bewohnen. Besonders rein ausgestaltet und bekannt ist die Etagenkrone bei der Jugendform des Wollbaums (Ceiba pentandra), auch des Kautschukbaums Hevea brasiliensis (Abb. 19), die sie im späteren Alter gänzlich verlieren. Im Urwald fehlt diese Kronenform durchaus nicht, wie Schimper anzunehmen geneigt ist; Cylicomorpha in Afrika, der Trommelbaum, zeigt ausgesprochnen Etagenbau bis in sein Alter (Abb. 118).

Die Eigenart des tropischen Laubbaumes beruht aber nicht nur auf seiner Verzweigung und Kronenbildung und auf der Größe und Verteilung, sondern auch auf der Beschaffenheit des Laubes. Während die Gehölzblätter unsrer Breiten meist Zähnelung oder Sägung des Blattrandes aufweisen, ist das Laub der tropischen Holzpflanzen, vor allen der Waldbäume, vorwiegend ganzrandig (Abb. 19, 20, 116, 117). Ferner zeichnet es sich durch sein Gefüge aus, das nicht selten leder- oder blechartig ist. Dazu kommt ein auffallender Glanz, der die Blätter häufig wie lackiert erscheinen läßt und blendende Reflexe erzeugt. Dickes Gefüge und Glanz der Oberfläche verhindern es, daß das Tropenlaub durchleuchtet werden kann, wie es bei den Blättern unsrer Bäume geschieht. Rückstrahlung und Durchscheinung bezeichnen den auffälligsten Gegensatz zwischen dem Laub der Tropen und der gemäßigten Breiten.

VII.

Die tropischen Pflanzenformationen.

In unsrer Untersuchung hatten wir uns zuerst beschäftigt mit den in der äußren Natur gegebnen Bedingungen des tropischen Pflanzenlebens und mit deren hauptsächlichen Einzelwirkungen. Die Gesamtwirkung dieser „exogenen Kräfte" tritt am stärksten hervor in der Physiognomie der Gewächse. Die Darstellung der physiognomisch auffälligsten Gewächse der Tropenzone bildete deshalb den zweiten Hauptteil der Betrachtung. Eine weitere Folge des Zusammenwirkens jener Kräfte ist der Zusammenschluß der Pflanzen zu sozialen Verbänden, die wir als Formationen bezeichnen.

a) Die Gehölze.

1. Die Mangrove.

Nur wenige Pflanzengenossenschaften leben unter so eigenartigen Bedingungen wie die Mangrove. So auffallend ist diese Formation in ihrem Aussehen und Vorkommen, daß schon die am Alexanderzug teilnehmenden Gelehrten sie als etwas Be-

Abb. 123.
Saum eines Mangrovesumpfes in Kamerun zur Flutzeit. (Zur Verfügung gestellt von der Baseler Mission).

sondres erkannten und charakteristisch beschrieben. Es mußte die Verwunderung der alten Naturforscher erregen, als sie im persischen Golf einen Wald sahen, der im Bereich des Meerwassers wuchs, während in ihrer Heimat kein Baum in dem salzigen Element aufkommen kann.

Hiermit ist schon die physiognomische Charakteristik der Mangrove gegeben. Unter Mangrove verstehen wir einen aus Hochstämmen oder aus niedrigeren,

buschigen Bäumen gebildeten Wald, der auf schlammigem Boden im Bereich des Meerwassers steht. Auf weite Strecken bedeckt dieser Mangrovewald als schmaler Saum die Küsten tropischer Länder. Stundenlang kann man z. B. in den Kriks der Mündung des Kamerunflusses dahinfahren, ohne etwas andres zu sehen als die schlanken, dichtgedrängten, grauen oder hellbräunlichen Stämme der Rizophora (Abb. 123.) Scharfe Lichter spielen auf dem dunklen, lederartigen, glänzenden Laub; und zur Ebbezeit wird am Boden ein Gewirr sich kreuzender, von den Stämmen bogig nach unten gehender Wurzeln sichtbar. Auch von den Zweigen hängen pendelartig dicke, grade, glatte Luftwurzeln herab, die sich ein- oder mehrmal dichotomisch verzweigen

Abb. 124.
Rhizophora als äußerster Vorposten der Mangrove.
(Aufnahme von Carl Krebs, Cleveland.)

können und zum Teil den Wasserspiegel erreichen und auch in den Schlammboden eindringen (Abb. 7, 123—125).

Eine Vorbedingung für das Aufkommen des Mangrovegürtels ist das Fehlen einer beträchtlichen Brandung. An der afrikanischen Westküste, wo die fast nie ruhende gefürchtete Kalema mit gewaltiger Kraft gegen die offnen Küsten schlägt, zieht sich die Mangrove deshalb in die von den Gezeiten wohl berührten, vor der Brandung aber geschützten Deltagebiete der Flüsse zurück.

Was die Verbreitung der Mangrove anlangt (vergl. Karte), so ist sie hauptsächlich auf die Küsten tropischer Länder beschränkt. Doch wurde schon eben erwähnt, daß

sie Theophrast aus dem persischen Meerbusen, d. h. jenseits des nördlichen Wendekreises gekannt habe. Noch weiter überschreitet die Mangrove im Osten die Tropenzone. Nach Warburg kommt sie noch auf den südlichen Lukiu-Inseln vor, und Döderlein beobachtete Rizophora mucronata, allerdings nicht mehr in geschlossnen Beständen, noch in Südjapan unter 32° n. B. Im Südosten findet sich die Mangrove in vollen, artenreichen Beständen an der Küste von Queensland bis zum südlichen Wendekreis; Avicennia geht bis auf die Chathaminsel, etwa unter 44° s. Br. Im Südosten und Nordosten endigt das Areal der Mangrove also in auffälliger Weise an der Palmengrenze, die Japan etwa unter dem 35° n. Br., Neu-Seeland unter dem 44° s. Br. trifft. Die Verbreitung der Palmen sowohl wie der Mongrove außerhalb des Tropengürtels ist wohl in gleicher Weise von der Wärme abhängig. Nicht so übereinstimmend sind diese Grenzen in Afrika und Amerika, wo die Trockenheit der Küsten-

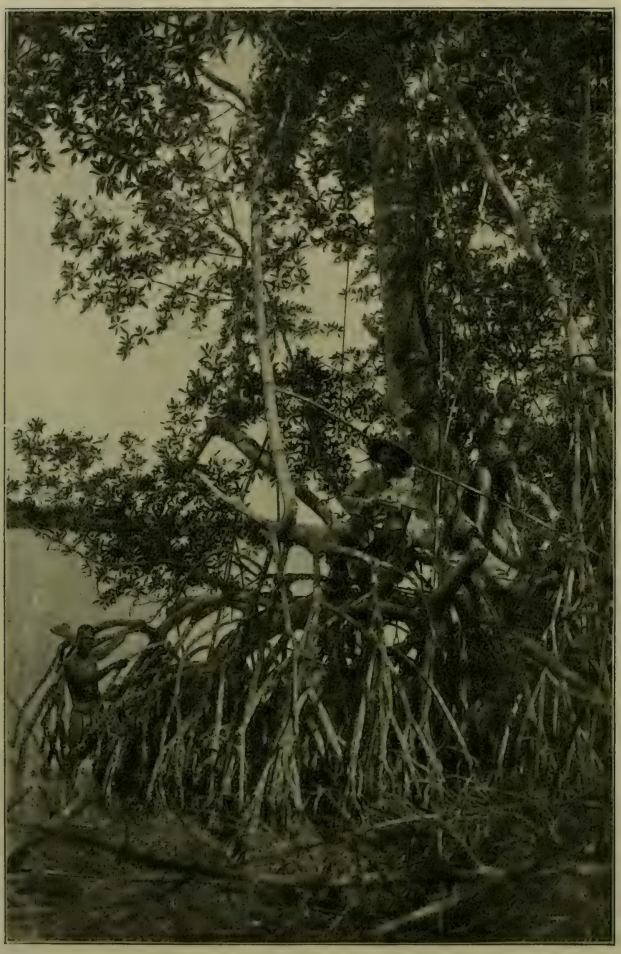


Abb. 125.
Einzelner Mangrovebaum (Rizophora mangle) zur Ebbezeit. Kamerun.
(Zur Verfügung gestellt von der Baseler Mission.)

gebiete die Mangrove einengt. Am Ostrande Afrikas reicht sie bis Natal, etwa zum 30° s. Br. Wie weit die Mangrove an der afrikanischen Westküste nach Norden vordringt, ist mir nicht bekannt. Geschlossene Bestände von Rizophora gehen wohl kaum über das Nigerdelta hinaus, während Avicennia in stattlichen Exemplaren noch an der Mündung des Voltaflusses wächst. Nach Süden hin dürften die Kriks und Lagunen des Kongobeckens die letzten günstigen Standorte der Mangrove sein.

Auf der Ostseite Amerikas reicht sie in nördlicher Richtung auf dem Kontinent bis Süd-Florida, kommt aber auch auf der einige Grade nördlicher liegenden Bermudainsel vor. Wieder in annähernder Übereinstimmung mit der Palmengrenze erstreckt sie sich im Süden bis zur Insel St. Katharina. Im Westen tritt die Mangrove nur von Süd-Kalifornien bis etwa zum 4.° s. Br. auf, bleibt also hier erheblich hinter der Palmengrenze zurück. Wie schon angedeutet, beruht dieses Zurückbleiben auf den ungünstigen Feuchtigkeitsverhältnissen der weiter nördlich und südlich gelegnen Küstenstriche. Die Mangrove verlangt zu ihrem Gedeihen eine bedeutende Luftfeuchtigkeit und besonders eine starke und regelmäßige Bewölkung, ein Verhalten, das aus den noch näher zu besprechenden Standortsverhältnissen erklärlich wird.

Die Mangrove hat also, gleich den übrigen Strandpflanzen, eine weite Verbreitung. Doch sind es nicht überall die gleichen Arten, die sie zusammensetzen. Schimper unterscheidet die östliche und die westliche Mangrove. Diese, welche die westafrikanische und die amerikanischen Küsten umfaßt, ist viel artenärmer als die östliche, deren Gebiet sich von Ostafrika über Südasien nach Australien und Mikronesien erstreckt. Überall in der Formation nimmt Rizophora die Vorposten nach der See zu ein (Abb. 124). Andre, noch zu nennende Arten folgen landeinwärts, wo der Boden höher und fester wird. Die vom Meere entfernten Lagunen, an denen der Boden zwar noch dem Einfluß der Gezeiten ausgesetzt, aber bereits weniger salzig ist, pflegen im tropischen Ostasien und Australien hauptsächlich von den Beständen der Nipa-Palme (Abb. 4) umgürtet zu sein; in Westafrika wird sie von einigen Arten der Weinpalme (Raphia) vertreten, die aber durchaus nicht an das brackische Wasser gebunden ist. Tropisch-kosmopolitische Arten, wie der mannshohe, kräftige Farn Chrysodium aureum (Abb. 126) und Hibiscus tiliaceus, eine schön blühende Malvazee, sind vorherrschend beim Übergang zu den Binnenlandformationen.

Der Bemerkung Schimpers, daß die Mangrove arm an Epiphyten sei, kann ich mich so allgemein nicht anschließen. Besonders dort, wo sie an Flußläufen weiter ins Land eindringt und mit Urwald zusammenstößt, gehen aus diesem die Epiphyten auch auf die Mangrovebäume über, die an solchen Stellen meist gerade besonders reich mit ihnen besetzt sind. Die dampfgesättigte Luft über dem Flußlauf bietet besonders zusagende Bedingungen. In den eigentlichen meilenweiten Mangrovesümpfen der Küsten treten die Epiphyten allerdings in Wahrheit ziemlich zurück. Daß daran nicht die Beschaffenheit der Mangrovebäume an sich schuld ist, folgt aus dem eben Gesagten. Schimper macht den durch Brandung und Seewind geförderten Salzgehalt der Atmosphäre verantwortlich. Die Epiphyten befänden sich schon ohne Salz unter erschwerten Transpirationsbedingungen. Vor allem die salzfeindlichen Orchideen sollen der Mangrove fehlen. Dann muß es aber wenigstens bestimmte, auf irgend welchen Anpassungen beruhende Ausnahmen geben. In Kamerun habe ich gerade von den

Rizophora-Ästen der Mangrovebestände eine — allerdings kleine — Anzahl Orchideen gesammelt, die dort sehr häufig waren. Bei den auf Strandbäumen gerade so häufig vorkommenden Loranthazeen, deren junge Entwicklungsstadien vollkommen epiphytisch wachsen, will Koernicke in dem Schleim der Früchte, der zum Teil auch noch vorhanden ist, wenn sie durch den Verdauungskanal von Vögeln gegangen sind, eine Einrichtung zur Aufhebung der Wirkung des Salzes erkennen. Er verhindre es vielleicht, daß die Würzelchen der Keimpflanzen mit den Salzkristallen in Berührung kommen, indem er auf das Salz entweder verdrängend oder auflösend wirke. Wie auf den salzüberzognen Küstengehölzen, so finden sich Loranthazeen auch in Vulkankratern, an Stellen, wo sich Epiphyten nicht entwickeln können wegen eines aus den säure- und salzhaltigen Dämpfen niedergeschlagnen Überzugs mineralischer Stoffe auf den Ästen. Ob diese Erklärung allgemein gültig ist, bleibt aber noch zweifelhaft. Rechinger berichtet, daß auf den Salomonsinseln der Strand mit riesigen Bäumen wie Calophyllum, Barringtonia bedeckt sei, die viele epiphytische Farne und Orchideen, auch Myrmecodia und Myrmedone trügen. Dasselbe kann man am Kamerungebirge beobachten, wo der Urwald oft hart an den Strand herantritt.

Abb. 126.
Carapa obovata mit brettartigen Atemwurzeln. In der Mitte der Farn Chrysodium aureum. Rechts ein Pandanus epiphytisch wachsend. Borneo.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Die ökologischen Eigentümlichkeiten der Mangrovepflanzen stehen alle in Beziehung zum Substrat und dienen 1. der Befestigung im Boden, 2. der Durchlüftung der unterirdischen Teile, 3. der Verdunstungsminderung, 4. der Samenverbreitung und der Sicherung des jungen Nachwuchses.

Besondre Einrichtung zu einer sicheren Befestigung im Boden haben am meisten die Arten nötig, die am weitesten meerwärts vordringen. Der Boden wird hier von einem zähen, mit vielen organischen Resten durchmischten Schlamm gebildet, der täglich zweimal den Bewegungen der Gezeiten ausgesetzt ist. Den Eigenschaften dieses Substrats entspricht das Wurzelsystem der Rhizophora-Arten in hohem Maße. Vom untren Stammteil entspringen die Stelzwurzeln nach allen Seiten, bei jüngeren Pflanzen etwa rechtwinklig, um dann bogig nach unten zu gehen, bei älteren Bäumen in spitzerem Winkel, da sich hier die Bogen durch Hebung des Stammes ausgeglichen haben. (Abb. 125). Zu einem besonders wirksamen Ankersystem werden die Stelzwurzeln dadurch, daß, wie van Leeuwen gefunden hat, infolge konstanter Verletzungen des Vegetationspunktes durch einen kleinen, den Scolytiden angehörenden Käfer eine Zwei- oder meist Dreiteilung der einzelnen Wurzeln erfolgt. Dieses Ankersystem ist der einzige Träger des Baumes, da die Hauptwurzel sehr früh am Keimling zu Grunde geht. Infolge seiner Elastizität ist es dem wiegenden Gang der Wellen und dem Druck der Gezeitenbewegung vorzüglich angepaßt. Die übrigen Mangrovepflanzen, die den Hintergrund der Formation einnehmen, also Stellen bewohnen, an denen der Boden schon höher und fester und die Gewalt der Flut gebrochen ist, entbehren meist dieses Ankersystems.

Abb. 127.
Arenga spec., eine stammlose Palme des malaiischen Urwaldes. Borneo.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Wie der zähe Schlammboden der Mangrove für die Befestigung seiner pflanzlichen Bewohner ein ungünstiges Substrat ist, so erweist er sich auch als höchst ungeeignet zur Ermöglichung einer der fundamentalsten Lebenstätigkeiten: der Atmung. Auch die unterirdischen Pflanzenteile können nicht bestehen ohne Aufnahme von Sauer-

stoff und Abgabe von Kohlensäure. Der zähe Schlammboden vermag aber so gut wie gar keine Luft aufzunehmen; und die eindringenden Spuren werden bei den in ihm stattfindenden Verwesungsvorgängen schnell verbraucht. Hinzu kommt die Wasserbedeckung, welche die unteren Teile der Mangrovepflanzen während der Flutperioden, also durchschnittlich je einen halben Tag lang zu erleiden haben. Doch scheint dieser Umstand den Schaden wenigstens nicht sehr zu vergrößern. Daß das Flutwasser genügend lufthaltig ist, geht daraus hervor, daß der junge Nachwuchs der Mangrove in der ersten Zeit seines Daseins oft völlig von der Flut bedeckt wird, ohne geschädigt zu werden.

Abb. 128.
Verhältnismäßig lichter Urwald aus dem Usambaragebirge, Ostafrika. In der Mitte eine kräftige, zum Teil korkzieherartig gewundne Liane; rechts Würgerfeige einen Baum umklammernd; in der Mitte ein stattliches Exemplar des epiphytischen Farns Asplenium nidus, ausnahmsweise auf einem Stein wachsend. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Zur Herbeiführung des Gasaustausches haben sich viele Mangrovepflanzen besondre Organe zugelegt, die man als Pneumatophoren bezeichnet hat. Ihrer Entstehung nach sind es immer Wurzelgebilde. Für ihre Aufgabe sind sie anatomisch besonders ausgestattet. Sie werden entweder nur von einer sehr dünnen Korkschicht überzogen oder der für Luft undurchlässige Korkmantel ist durchbrochen von großen Lücken und Spalten oder in großer Anzahl von Lentizellen, den normalen Atmungsöffnungen des Korks.

Um ihrem Zwecke zu genügen, müssen die als Pneumatophoren wirkenden Wurzeln ein den gewöhnlichen Wurzeln entgegengesetztes Verhalten zeigen. Während normale Wurzeln in den Boden einzudringen bestrebt sind, positiv geotropisch wachsen, müssen die Pneumatophoren dem schlammigen, schlecht durchlüfteten Boden zu entwachsen suchen, d. h. negativ geotropisch sein. — Als den Typus der Pneumatophoren könnte man die von Sonneratia hinstellen. Sie ent-

stehen als Adventiv-Anlagen auf der Oberseite der horizontal verlaufenden Bodenwurzeln und wachsen senkrecht aus dem Substrat heraus. Ihre Gestalt ist spindelförmig und bei erwachsnen Bäumen können sie eine Länge von mehr als 1 m erreichen. In treffender Weise lassen sich besonders die jugendlichen Pneumatophoren dieser Art mit Spargelschößlingen vergleichen. Bemerkenswert ist, daß sie deutlich stammähnlichen Bau annehmen. Die freie Oberfläche besteht aus zahlreichen Korklamellen, die durch unverkorkte Füllzellen von einander getrennt sind; sie stellt gleichsam eine einzige Lentizelle dar. Auch Avicennia, Ceriops und Lagunculariaerzeugen Pneumatophoren von dem eben geschilderten Typus; sie werden aber nicht viel über fingerlang.

Abb. 129.
Dichter Urwald auf Borneo mit Rotangpalmen. Günstige Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse an einem Bachlauf haben eine üppige Bodenvegetation zur Folge. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Bei den andern Mangrovebäumen finden Abänderungen statt. An den schlangenartig hinkriechenden Wurzeln von Carapa obovata tritt auf der Oberseite kräftiges Dickenwachstum ein, so daß sie sich wie Brettwurzeln aus dem Schlamm erheben (Abb. 126); ihre obere Kante ist von Lentizellen übersät. Bei Carapa moluccensis ist das Dickenwachstum örtlich beschränkt, so daß der wagerecht verlaufenden Erdwurzel hörnerartige Anschwellungen aufsitzen, die Tischler mit den „Kurzwurzeln" von Aesculus vergleicht. Die Bruguiera-Arten zeigen statt des Dickenwachstums knieförmige Aufbiegungen der horizontalen Wurzeln, die bei B. caryophyllata große Lentizellen tragen, bei B. gymnorhiza ihre Rinde allmählich abwerfen. Ähnlich verhalten sich Lumnitzera und Xylocarpus (vergl. die Tafel). Die Rhizophora-Arten entwickeln keine besondern Pneumatophoren, da bei ihnen die oberen, aus dem

Schlamme herausragenden Teile der Stelzwurzeln deren Aufgabe übernehmen.

Zur Fortleitung der Luft nach den unterirdischen Wurzeln sind alle Pneumatophoren mit einer dicken, von großen Interzellulargängen durchsetzten primären Rinde ausgestattet. Diese Höhlungen entstehen durch Gewebsauflösung und sind durch Verdickungsringe und Querbalken ausgesteift.

Schwimmfähigkeit der Früchte oder Samen ist eine bei den Strandpflanzen allgemein verbreitete Erscheinung, also auch bei den Mangrovegewächsen keine auffällige Tatsache. Im Gegenteil, es könnte eher die auf verhältnismäßig niedriger Stufe stehende Anpassung befremden, insofern die Früchte bezw. Samen in manchen Fällen keinen Schutz gegen Beschädigung durch Abreibung zeigen. Zur Erklärung dieser Tatsache ist zu bedenken, daß die Abreibung in dem weichen, schlammigen Grund der Mangrove längst nicht so stark ist als an den Stellen, wo Früchte und Samen auf einer sanften Sandböschung von den Wellen hin und her gerollt oder gegen scharfe steinige Klippen geschleudert werden.

Weit fortgeschritten ist dagegen bei den Mangrovepflanzen eine andre Anpassung, die man als „Viviparie“ (Lebendiggebären) bezeichnet. Ihr Wesen besteht darin, daß zwischen Reifung und Keimung der Samen keine Ruhepause eingeschoben ist, wie bei den meisten andern Gewächsen, sondern daß die Samen sofort nach der Reife, noch an der Mutterpflanze, auszutreiben beginnen. Die Kotyledonen, Erstlingsblätter des Keimlings, die häufig mehr oder weniger zu einem „Kotyledonarkörper“ verwachsen sind, wirken in manchen Fällen als Saugorgan zur Aufnahme der im Nährgewebe gespeicherten Stoffe in den keimenden Embryo, so besonders bei Rhizophora.

Das Auskeimen geht so vor sich, daß der Achsenteil, das „Hypokotyl“ des Keimpflänzchens mit dem Würzelchen sich streckt und aus der von den Keimhüllen freigelassnen Öffnung, der „Mikropyle“, heraustritt. Das obere Stammende des Keimlings mit den Kotyledonen bleibt dabei im Embryosack stecken, wie gesagt, zur Aufsaugung des Nährgewebes.

Bei einer Anzahl von Mangrovepflanzen ist die Viviparie äußerlich zunächst nicht zu erkennen, da die Fruchtschale, solange die Frucht noch am Baume sitzt, geschlossen bleibt und erst gesprengt wird, wenn sie abgefallen ist und sich irgendwo zur Weiterentwicklung festgesetzt hat. So bei Aegiceras majus, Carapa moluccensis und Avicennia officinalis.

Viel weiter fortgeschritten ist die Viviparie der Rhizophorazeen. Bei der Gattung Rhizophora wird die Fruchtschale schon durchbrochen, wenn die Frucht noch am Baume sitzt, und das Hypokotyl wächst nicht selten zu einer Länge von 60 cm heran. Dabei ist es am unteren Ende deutlich keulenförmig verdickt, so daß es beim Herabfallen eine feste Gleichgewichtslage behält; der untere verdickte Teil, der Wurzelpol, kommt auf diese Weise immer in den Boden, wo er in wenigen Stunden Seitenwurzeln treibt und sich verankert. Bei andern Arten wird die Verankerung dadurch noch fester, daß das Hypokotyl eine rinnige Oberfläche besitzt, oder steife, rückwärtsgebogne Borsten trägt. Die durch diese Einrichtung für den jungen Nachwuchs entstehenden Vorteile leuchten ohne weiteres ein: Alle zur Ebbezeit herabfallenden Keimlinge sind bei Eintritt der Flut schon so weit befestigt, daß sie nicht mehr weggespült werden können.

Aber auch für die Weiterentwicklung der zur Flutzeit abfallenden und von den

Wellen hinweggetragnen Keimlinge ist gesorgt. Sie flottieren, wenn man sie in Süßwasser setzt, in vertikaler Stellung; im Seewasser aber, ihrem natürlichen Element, schwimmen sie in horizontaler Lage. Guppy meint, daß dadurch die Plumula den welkenden Einwirkungen der Sonne bei ruhiger See entzogen werde. Da dieser Beobachter selbst aber nachgewiesen hat, daß Mangrovekeimlinge Austrocknung bis zu neun Wochen ohne Zerstörung ihrer Lebenskraft ertragen, so dürfte der Zweck dieses verschiedenen Verhaltens — falls man nach einem solchem suchen will — ein andrer sein. Vielleicht besteht er darin, die Chlorophyll führenden peripherischen Teile des Keimlings dem Lichte auszusetzen, damit auch während des Schwimmens Assimilation und Weiterentwicklung stattfinden kann, bis das junge Pflänzchen an einer günstigen Stelle abgesetzt wird. Auch diese Ausrüstung der Keime, besonders ihre Länge, befähigt die Rhizophora-Arten, die Vorposten der Formation nach der See zu bilden und für die Vorschiebung des Bestandes zu sorgen.

Bei den wenigen Mangrovepflanzen, die keine Viviparie aufweisen, zeigt der Embryo im Samen doch schon eine weitgehende Gliederung, die einer schnellen Entwicklung vorarbeitet. Diese Gewächse nehmen mehr den günstigen Hintergrund der Formation ein. Noch andre, die man heute überhaupt nicht mehr zur Mangrove rechnen kann, waren, nach Guppy's Annahme, in früheren Erdperioden wahrscheinlich auch mit Viviparie ausgestattet. Die Temperatur des Seewassers war damals höher. In warmem See- oder Süßwasser (45° — 50° C) fangen die schwimmfähigen Samen solcher Pflanzen, wie mancher Leguminosen (Mucuna) und Convolvulazeen, auch heute noch an zu keimen; die hervorbrechenden Keimlinge gehen bei Berührung mit Salzwasser allerdings zugrunde. Vivipare Keimlinge können dagegen drei bis vier Monate unbeschädigt von Salzwasser umspült werden. Da die mangroveartigen Sumpfformationen in früheren Erdperioden viel verbreiteter waren, so ist es wahrscheinlich, daß auch andre Strandpflanzen, die heute nicht mehr zur Mangrove gehören, damals vivipar gewesen sind, und daß ihr schnelles Keimen im Wasser der Ästuare als ein Abklingen der Viviparie anzusehen ist.

Unklarheiten bestehen noch über den Wasserhaushalt der Mangrovepflanzen. Eine ihrer merkwürdigsten biologischen Einrichtungen ist die Ausbildung eines starken Verdunstungsschutzes. Holtermann bezweifelt allerdings, daß bei den Mangrovepflanzen ausgeprägte Schutzmittel gegen Transpiration vorkommen. Das Auftreten folgender, sonst bei Xerophyten vorhandnen Eigentümlichkeiten läßt sich aber wohl kaum anders deuten. Die Blätter nehmen eine ledrige z. T. fleischige Beschaffenheit an, zeigen häufig keinen wesentlichen Unterschied im Bau der Ober- und Unterseite und dem entsprechend vertikale Stellung. Bei Avicennia tritt auch eine ziemlich dichte Behaarung auf. Anatomisch sind die Blätter gekennzeichnet durch starke Kutikula mit tief eingesenkten, von Kutikularleisten überwölbten Spaltöffnungen; durch die Ausbildung subepidermalen Wassergewebes, häufig auch eines Schleimgewebes. Das Assimilationsgewebe ist oft mehrschichtig, die Palisadenzellen sind langgestreckt, die Zwischenzellräume verringert und klein. Bemerkenswert ist, daß die älteren Blätter ihr Wassergewebe vergrößern und nur noch als Wasserspeicher dienen.

Man sollte einen Verdunstungsschutz bei diesen Pflanzen für überflüssig halten, da die Mangrove eine halbaquatische Lebensweise führt und, wie schon erwähnt, nur

da vorkommt, wo sich hohe Luftfeuchtigkeit mit starker Wolkenbedeckung verbindet. Den Schlüssel zu dem Verständnis des Transpirationsschutzes bei der Mangrove gibt uns die Unterscheidung Schimpers in klimatische und edaphische Formationen. Die Mangrove ist eine edaphische Xerophytenformation d. h. ihr starker Transpirationsschutz wird nicht durch das Klima, also etwa durch Lufttrockenheit, Besonnung, austrocknende Winde, sondern durch die Beschaffenheit des Bodens bedingt.

Auch die übrigen Strandpflanzen zeigen vielfach ausgeprägte Xerophilie. Der Grund ist in beiden Fällen der Salzgehalt des Bodens. Eine einleuchtende Erklärung für den Einfluß des Salzgehaltes aber fehlt bisher noch. Falsch scheint jedenfalls

Abb. 130.

Partie aus dem urwaldbedeckten Kamerungebirge. Auf freigeschlagnen Stellen zahlreiche Ölpalmen (Elaeis guineensis); vorn links hereinragend ein mächtiger Wollbaum (Ceiba pentandra); im Vordergrunde ein breitblättriges Gras (Pennisetum plicatum). (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

die Ansicht Schimpers zu sein, wonach durch Transpirationsherabsetzung die für das Wachstum und den ganzen Stoffwechsel schädliche Anhäufung von Chloriden in den Assimilationsorganen vermieden werden soll. Diels hat gezeigt, daß die Salzanhäufung, selbst wenn sie eine notwendige Folge der Transpiration wäre, durch die Xerophytenstruktur nicht dauernd verhindert werden kann; und Fittings neueste Beobachtungen lehren, daß die Salzspeicherung und ihr Grad auf spezifischen Befähigungen der Pflanzen beruhen und von der Verdunstungsstärke ganz unabhängig sind: manche lebhaft transpirierenden Pflanzen von trocknen Wüstenstandorten und aus Salzsümpfen weisen rechte Salzarmut in ihren Geweben auf.

Noch nicht sichergestellt ist die andre, ebenfalls auf Schimper zurückgehende Erklärung des xerophilen Baues der Mangrove, wie übrigens auch vieler Sumpfpflanzen, daß der an Salz und Humussäuren reiche Boden „physiologisch trocken" sei, d. h. die Endosmose des Wassers in die Pflanze erschwert. Mit der Anreicherung von Salz oder Säuren in der Pflanze selbst müßte das physiologische Gleichgewicht wieder hergestellt werden. Fitting hat aber, wie in dem Abschnitt über die Wasserversorgung der Gewächse schon angeführt, sogar nachgewiesen, daß gewisse Wüstenpflanzen, wie Rhus oxyacantha, Capparis spinosa, Haloxylon scoparium und andre, in ihren Zellen ungewöhnlich hohe osmotische Druckkräfte entfalten, ohne daß Salz oder Säuren eine Rolle spielten. Es wäre danach möglich, daß selbst die jungen Mangrovepflanzen, die noch keine Salzanhäufung erlitten haben, von der „physiologischen Trockenheit" des Bodens gar nicht berührt würden. Dieser Schimper'sche Begriff ist einer Klärung durch exakte Untersuchungen noch sehr bedürftig. So glaubt Dachnowski behaupten zu können, daß nicht der Säuregehalt die Aufnahme des Moorwassers durch die Pflanzenwurzeln erschwere, sondern gewisse Zersetzungsprodukte, welche der Tätigkeit niederer Organismen zuzuschreiben sind. Der xerophile Bau der Salzpflanzen im allgemeinen erklärt sich vielleicht dadurch, daß sie, wie Stahl ge-

Abb. 131.
Lichtung in dichtem Urwald des Usambaragebirges, Ostafrika. Vorn Musa ulugurensis im Walde tau- und girlandenartige Lianen.
(Aufnahme von Dr. Kochan.)

funden hat, ihre Spaltöffnungen nicht zu schließen, die fortdauernde Verdunstung also nicht zu hindern vermögen. Wie sich die Spaltöffnungen der Mangrovepflanzen verhalten, ist jedoch nicht bekannt.

2. Der immergrüne tropische Regenwald („Urwald").

Für die Formation der Mangrove haben wir keinen Vergleich in unsrer heimischen Pflanzenwelt. Den tropischen Urwald könnten wir mit unsern Wäldern vergleichen wollen. Doch auch hier besteht das Gemeinsame nur in der geschlossnen Anhäufung von Bäumen. Alle Züge der äußeren Erscheinung des immergrünen tropischen Regenwaldes — welchen Namen Pechuel-Lösche für die feuchten Urwälder der tropischen Vegetationszone vorgeschlagen hat — tragen ein ganz eigenartiges Gepräge. Die Wälder Mitteleuropas bestehen, auch da wo sie die Forstwirtschaft noch nicht so stark beeinflußt, aus einer einzigen Baumart, oder werden von einer solchen doch beherrscht. Dagegen bietet der tropische Urwald in seiner Zusammensetzung ein Bild wechselndster Mannigfaltigkeit. Selbst in ein und demselben Gebiet nehmen Hunderte von Baumarten an seiner Bildung teil; höchst selten stehen mehrere Artgenossen bei einander. Die Zahl der Urwaldbäume des gesamten Tropengürtels rechnet nach Tausenden. Dabei sind die Gattungen unsrer Waldbäume vom tropischen Urwald fast gänzlich ausgeschlossen. In den höheren und trockneren Teilen Sumatras kommen zwar Kiefern vor, auch Eichenarten finden sich zerstreut in den Wäldern des malaiischen Archipels. Sie verschwinden aber völlig gegenüber der erdrückenden Fülle ganz neuer Gestalten und Namen. Hauptsächlich sind es Familien, von denen die gemäßigten Zonen überhaupt keine oder nur kleinere, strauchige oder gar krautige Vertreter beherbergen. Nur wenige Beispiele mögen hier genannt werden. Die Familie der Rubiazeen stellt zu unsrer Flora nur eine recht geringe Zahl schmächtiger Pflänzchen, wie Waldmeister und Labkräuter; von ihren etwa 5000 bekannten Arten kommen sicher $^2/_3$ auf tropische Sträucher und Bäume, die zum größten Teil dem immergrünen Regenwalde angehören und vielfach seine riesigsten Bestandteile bilden. Ähnlich steht es mit den Apocynazeen, die in Deutschland nur durch das dem Boden anliegende Sinngrün vertreten sind. Im Mittelmeergebiet kommt der nur bescheidne Höhe erreichende Oleanderbaum hinzu. Auch in den Tropen sind Apocynazeen häufig in dem niederen Unterwuchs des Waldes zu finden. Oft stellen sie aber auch riesige Bäume dar, wie Alstonia im indisch-malaiischen Gebiet. Reicher sind bei uns die Euphorbiazeen entwickelt, aber ebenfalls ausschließlich in Krautform (Wolfsmilch, Bingelkraut). Die fast 5000 Arten der Familie sind zum größten Teil Tropenbewohner und nehmen an der Zusammensetzung des Urwaldes hervorragenden Anteil. Auf Schritt und Tritt treffen wir in der heimischen Flora Leguminosen, sogar als Holzgewächse. Eine Sammlung europäischer Leguminosen vermag aber keinen Begriff zu geben von der Mannigfaltigkeit dieser Pflanzengruppe in den Tropen. Mehr als 7000 Arten sind bereits bekannt. Obwohl diese Familie auch zahlreich an der Zusammensetzung der Savannenvegetation beteiligt ist, so gehören doch ihre mächtigsten Vertreter dem Urwald an; der Kussibaum (Coompassia excelsa) z. B. ist wohl der höchste Baum des malaiischen Urwaldes überhaupt. Merkwürdig ist es, daß die mit den Leguminosen nahe verwandte Familie der Rosazeen im Tropengebiet ganz in den Hintergrund tritt. Dagegen fehlen die

meisten tropischen Familien bei uns gänzlich, so die Moracen (rund 1000 Arten), die zum Teil zu den gewaltigsten Baumriesen gehören, die wir überhaupt kennen; die Myristicaceen, Laurazeen (1000 Arten), Rutaceen, Meliaceen, Anacardiaceen (500 Arten), Sterculiaceen (700 Arten), Guttiferen (500 Arten), die auf das indisch-malaiische Gebiet beschränkten Dipterocarpaceen (300 Arten), die Flacourtiaceen, Myrtaceen, Sapotaceen (400 Arten), Bignoniaceen (500 Arten) und zahlreiche kleineren Familien. Von diesen Tausenden von Holzgewächsen gehören viele hundert Arten ausschließlich dem tropischen Urwald an. Nach Koorders, einem der besten Kenner des malaiischen Waldes, wiesen die Urwälder der Insel Java schon im Jahre 1895 etwa 500, das ganze Gebiet des Archipels wenigstens 2000 Baumarten auf. Seitdem haben sich diese Zahlen durch neue Funde bedeutend erhöht. Bemerkenswert ist es, daß die Palmen im allgemeinen den Urwald meiden, wenigstens die großen Formen. Sie sind, wie oben erwähnt, echte Kinder der offenen, sonnigen Tropenlandschaft. Abgesehen von den kletternden Calameen treten gewöhnlich nur Zwergpalmen (Abb. 127) oder dünnstämmige Arten auf, in Amerika z. B. Geonoma, im malaiischen Archipel Pinanga.

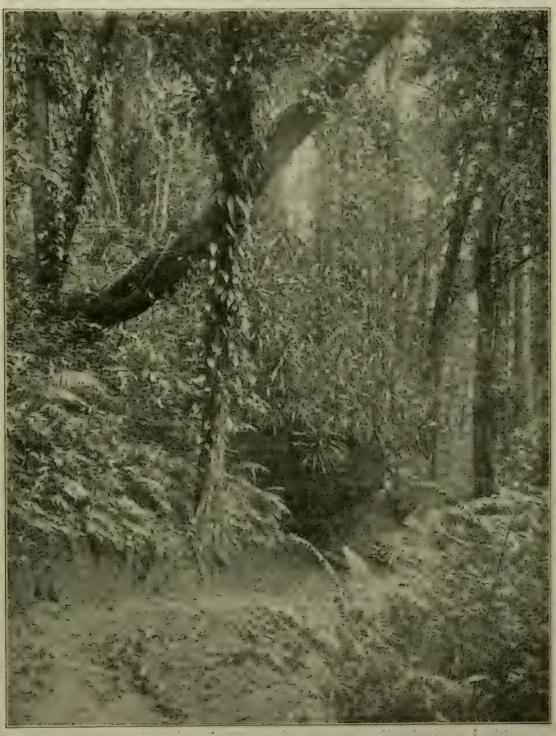


Abb. 132.
Urwald im Usambaragebirge, Ostafrika. Die Aracee Culcasia scandens die Baumstämme ganz überziehend; in der Mitte eine Dracaena; am Boden viele Farne. (Aufnahme von Dr. H. Kochan.)

Diese Mannigfaltigkeit der Bestandteile bedingt gegenüber den Wäldern unsrer Breiten drei Eigentümlichkeiten des tropischen Urwaldes: die Form seiner Profillinie gegen den Himmel, seine innere Schichtung und die Färbung des Laubes. Die Profillinie unsrer Wälder erscheint im ganzen wie am Lineal abgeschnitten; beim tropischen Urwald tritt sie mannigfach geschwungen und gezackt auf; die Baumkronen liegen nicht alle in derselben

Ebne, sondern bilden mehrere Etagen über einander; hoch und breit recken sich die gewaltigsten über die übrigen hinaus.

Im Innern des Waldes setzt sich der etagenförmige Aufbau der Vegetation fort: Bäume und strauchiges Unterholz füllen den inneren Raum in allen Höhenlagen. Dasselbe Spiel wiederholt darunter das Heer der krautigen Pflanzen. Die unterste, dem Boden unmittelbar aufliegende Etage, die in unsern Wäldern oft in großem Umfange von schwellenden Moospolstern gebildet wird, fehlt dem tropischen Urwald allerdings fast immer; nur der Grund der Stämme ist gewöhnlich von Moosen bedeckt.

Die mittleren Etagen, kleinere Bäume und strauchiges Unterholz, können im Urwald allerdings auch fehlen. Er bildet dann mit seinen hohen, säulenförmigen Stämmen in der Tat einen lebenden Dom, dessen ernste, düstere, erhabne Schönheit überwältigt. Solche Stellen sind aber selten und meist nicht ausgedehnt. Gewöhnlich bietet der tropische Urwald nichts weniger als das Bild erhabner Ruhe. Das Durcheinander von Riesensäulen, Stämmen und Stämmchen; das Gewirr der Lianen, die im Regenwald ihre mächtigste Entwicklung erreichen; das Heer der Epiphyten von der verschiedensten Wuchsform, deren eigentliche Heimat der tropische Regenwald ist, all das wirkt verwirrend auf das Auge und zerstreuend auf die Gedanken. Nicht zum wenigsten wird diese Wirkung auch bedingt durch die reiche Nuancierung der Laubfarbe, wie sie der Artmannigfaltigkeit der Urwaldgehölze entspricht; ferner durch die häufig hellgrauen, nicht selten fast weißen Stämme der Bäume. Erst wenn die Dämmerung die Formen ineinanderfließen läßt und die Farben durch Übergang in Grau und Schwarz auszugleichen beginnt; abends am Lagerfeuer, wenn man wie von einem düsteren Raum umfangen ist, den man schon tage-, vielleicht wochenlang durchschritten hat und dem die Phantasie nun nach allen Seiten hin die gleiche Ausdehnung verleiht, erlebt man ein sammlungsvolles Erschauern.

Auch die Beleuchtungsverhältnisse des Urwaldes, die sich aus seinem Aufbau ergeben, tragen wesentlich zu der unruhigen Stimmung in ihm bei. Wir haben schon gesehen, daß die Blätter der tropischen Waldbäume in vielen Fällen recht groß, dabei meist ledrig-dick und auf ihrer Oberseite stark glänzend sind. Sie lassen also das Sonnenlicht nicht durchscheinen wie etwa die Blätter unsrer Buchen. Dazu kommt, daß die Blätter der tropischen Waldbäume, wie ebenfalls schon erwähnt, nicht so gleichmäßig über die Krone verteilt sind wie bei unsern Laubbäumen, sondern häufig schopfig zusammengedrängt an den Enden der Zweige stehen, einzelne Laubhaufen bilden. (Abb. 116 u. 117). Im Buchenwalde herrscht deshalb ein gleichmäßiges, gedämpftes Licht. Dagegen fallen im tropischen Urwald in die Lücken zwischen die haufenförmig geordneten Laubmassen zahllose Lichtwellen in jeder Richtung ein, werden von Stamm zu Stamm, von Ast zu Ast gebrochen und bilden mit den tiefen Schatten unter den undurchlässigen Laubhaufen unruhige Kontrastwirkungen. Nach dem Grunde des Waldes zu gleichen sich diese allerdings mehr und mehr aus, und, abgesehen von einzelnen sonnenbeschienenen Stellen, herrscht auf dem Waldboden selbst nur eine geringe Helligkeit. Stufenweise nimmt daher in den Etagen des Waldes die hygrophile Schattenausbildung des Laubes zu; im höchsten Maße haben sie die Kräuter des Urwaldbodens aufzuweisen mit ihren oft umfangreichen Spreiten (Abb. 21, 105, 106) und ihren saftstrotzenden, der mechanischen Elemente fast ganz entbehrenden Stengeln. Eines der

schönsten Beispiele für die Verbreiterung der Blattspreiten bei Schattenpflanzen stellen die im allgemeinen schmalblättrigen Gräser. Eine Reihe von Urwaldgräsern — deren es übrigens nur verhältnismäßig wenige gibt — erzeugen, wie Pennisetum plicatum, so breite Blätter, daß man sie für eine Jugendform gewisser Palmen halten könnte. (Abb. 21, 130.) Die üppige Vegetation des Urwaldbodens zeugt davon, daß immer noch genügend Licht für den Pflanzenwuchs bis zu ihm hinabdringt; er ist fast überall stärker beleuchtet als der Boden unsrer geschlossnen Fichten- und Tannenwälder. Viele der schattenliebenden Kräuter des Urwaldes sind allerdings, wie wir schon sahen zur

Abb. 133.
Urwaldwand an einer Bachlichtung, Usambaragebirge, Ostafrika. Kletterpflanzen, vor allen die Cucurbitazee Coccinea Engleri, Leguminosen u. a. bilden dichte Behänge. (Aufnahme von Dr. H. Kochan.)

Ausnützung des geringen Lichtes besonders organisiert. Sie entwickeln auch nicht selten eine Fülle von zum Teil farbenprächtigen und ansehnlichen Blüten. Denn Pflanzen, deren Laub auf geringere Helligkeit angewiesen ist, bedürfen auch zur Blütenbildung nur wenig Licht, wie die Haselwurz unsrer Wälder und die häufig als Topfpflanze kultivierte Aspidistra zeigen. So auch wohl alle Urwald-Bodenpflanzen. Goebel hat gefunden, daß bei chlorophyllosen Phanerogamen die Anlage und Ausbildung der Blüten ganz im Dunkeln erfolgen kann. Vielleicht liegt darin ein Grund für das häufige Auftreten von Saprophyten und Parasiten am Urwaldboden.

Was für den Laien in die Vorstellung des tropischen Urwalds den am meisten charaktergebenden Zug bringt, sind wohl die Lianen. Diese Vorstellung ist einseitig,

aber nicht unrichtig. Vom verschiedensten Durchmesser, von Bindfadenstärke bis zu Leibesdicke, umwinden sie die stützenden Bäume oder verbinden wie straffe Taue den Boden mit dem Baumgeäst, fallen girlandenartig von einer Baumkrone zur andern und verflechten sich oft zu einem undurchdringlichen Gewirr, in dem nur das Haumesser den Durchtritt erzwingen kann (Abb. 27—29, 128, 131). Andre steigen als Wurzelkletterer an den Bäumen empor und umhüllen sie oft mit einem dichten grünen Blättermantel (Abb. 132). An Waldrändern, wie sie Flußufer und Schluchten bieten, fallen Kletterpflanzen in ganzen Gehängen über die Kronen herab und bilden oft eine geschlossne, grüne Wand. (Abb. 133.)

Während Lianen, allerdings in schmächtigeren Formen, auch im Steppenwald und in noch offneren Formationen noch reichlich auftreten, sind die Epiphyten viel mehr auf den tropischen Urwald beschränkt. Kräuter und Sträucher leben epiphytisch, wachsen in den Astachseln oder auf der Oberseite der Zweige, einzeln, oder nach Verwandtschaft gesellig, oder in wirrem Gemisch und Gedränge. Ein stark bewohnter Baum stellt wirklich einen kleinen botanischen Garten für sich dar. Haben die Gäste kürzere, steife Sprosse oder Blätter, wie die meisten Farne und viele Orchideen, so stehen sie aufrecht. Andre aber lassen ihre schlanken, schaukelnden Zweige in Strähnen oder in dichten Schleiern herabhängen.

Abb. 134.
Verschiedne epiphytische Orchideen. Kamerun.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine Reihe von Eigentümlichkeiten zeigen die Bäume des tropischen Urwaldes. Bis 40 m hoch, nur wenig sich verjüngend, ragen die glatten Stämme empor und tragen, aus Gründen der Raumverteilung, meist nur eine verhältnismäßig kleine, kuglige oder walzenförmige Krone. Die Rinde ist dünn und glatt, zuweilen, besonders bei jungen Bäumen, chlorophyllhaltig, gewöhnlich aber mehr oder weniger hellgrau bis weiß (Abb. 113). Bei manchen Arten, vor allem aus den Familien der Myrtazeen, Leguminosen und Rubiazeen, schält sie sich in Fladen ab, die Stämme erscheinen dann rot oder bräunlich. Besonders häufig und auffällig ist bei Urwaldbäumen die Bildung von Brettwurzeln über deren Bedeutung schon oben gesprochen worden ist (Abb. 33, 115). Auch die Kauliflorie (Abb. 35—40) ist fast ganz auf den tropischen Regenwald beschränkt.

Die Bodenvegetation ist im Urwald an feuchten Stellen fast stets sehr üppig entwickelt (Abb. 129). Die sie zusammensetzenden Kräuter und Staudenarten treten im Gegensatz zum Oberholz häufig gesellig auf. Farne und Aracen, vor allem aber Scitamineen, Urticaceen, Balsaminen, Akanthaceen, Gesneraceen bilden oft größere, mehr oder weniger reine Bestände. Oder die saftigen, oft glasig-spröden Stengel drängen sich in buntem Gemisch durcheinander. Hier häuft die Natur jene Gewächse, die wir ihrer Blätter wegen in unsern Warmhäusern zusammentragen. Große, dunkelgrüne Spreiten von Herz- oder Spießform sind nicht selten; häufig rot, gelb, weiß getupft oder gebändert. Die einen zeigen weichen Samtglanz, andre metallischen Blauschimmer, der zumal auf den fein zerschlitzten Farnen und Selaginellen anziehend wirkt. — An trockneren Stellen stehen die Bodenpflanzen oft sehr locker; seltner ist wohl allzutiefe Beschattung daran schuld, daß der Boden vom Blätterteppich entblößt bleibt. Gänzlich ausgeschlossen vom Urwaldboden sind einjährige Gewächse, von denen Wiesner gezeigt hat, daß ihre Entwicklung durch direktes Sonnenlicht am besten gefördert wird. Sie stellen ja aber auch eine Anpassung an weite periodische Klimaschwankungen dar, die den tropischen Feuchtwald verschonen.

Abb. 135.
Schematische Darstellung eines „Terassenwaldes" nach Junker.

Eine von Reisenden oft hervorgehobne Erscheinung ist die Blütenarmut des tropischen Regenwaldes. Es gibt in der Tat Hunderte von Urwaldbäumen mit sehr kleinen und ganz unscheinbar gefärbten Blüten, wie die meisten Morazeen, Laurazeen, Euphorbiazeen und manche andre. Und von den auffälligeren Blumen gehen viele in der erdrückenden Masse des grünen Laubes verloren. Der Gesamteindruck der Blütenarmut besteht im Urwald wirklich. Im einzelnen kann man aber die prächtigsten Formen und Farben beobachten. Die runde Krone von Spathodea campanulata, welche die großen, wie zu Flammen zusammengestellten Purpurblüten alle an ihrem Umkreis trägt, fällt im westafrikanischen Urwald schon aus großer Entfernung auf; ebenso die Berlinia-Arten, die dasselbe Bild in Weiß bieten. Von Bäumen heben sich weiter nicht selten blühende Mimosoideen, Sterculiazeen, Apocynazeen, Rubiazeen aufdringlich aus dem Grün heraus. Von Klettrern gehören zu den schönsten Schmuckpflanzen des Urwaldes zwei Rubiazeen, Mussaenda in Asien und Afrika, Warszewiczia in Amerika. Die Farbenwirkung kommt bei ihnen dadurch zustande, daß einer der fünf Kelchzipfel zu einem großen Blatt auswächst, von weißer, roter oder gelber Farbe, je nach der Art. Die Blüten einiger Aristolochia-Arten gehören zu den größten, die

wir kennen, sind aber wenig auffällig gefärbt (Abb. 32). Hohe Blütenpracht entfaltet vielfach die artenreiche Familie der Melastomatazeen. Schimper weist darauf hin, daß die amerikanischen Urwälder schon durch ihre Fülle epiphytischer Bromeliazeen weniger eintönig erscheinen, bei denen zu den kräftig gefärbten Blüten selbst nicht selten noch eine Häufung kontrastreich bunter Hochblätter kommt.

Abb. 136.
Schumewald in West-Usamabara, Ostafrika. Links ein Stamm von Juniperus procera.
(Aufnahme von Dr. Lohmeyer.)

Die Verbreitung des immergrünen tropischen Regenwaldes (vergl. die Karte) hängt ganz von den Niederschlägen ab. Er ist nur in Gebieten entwickelt, die eine jährliche Regensumme von wenigstens 200 cm in ziemlich gleichmäßiger Verteilung empfangen, also keine ausgeprägten Trockenzeiten aufweisen. Am reichsten und üppigsten tritt der Regenwald im feuchtwarmen Asien und im tropischen Südamerika auf.

In Vorderindien, das seiner größten Ausdehnung nach Savannenland ist, findet er sich überall dort, wo genügend Niederschläge vorhanden sind. Das ist der Fall auf der Westseite der Halbinsel, weil hier der Sommermonsun an Gebirgen emporsteigt, an denen er seine Feuchtigkeit abläd. Tropische Regenwälder bedecken deshalb die West-Gahts, etwas nördlich von Bombay bis nahe an die Südspitze bei Trivandrum; auf Ceylon die Umgebung von Colombo. In der Höhe herrscht Nebelwald.

Hinterindien, das durch einen hohen mittleren Gebirgszug in eine westliche und eine östliche Hälfte geschieden wird, ist in der westlichen feuchter, ozeanischer und gleichmäßiger temperiert. Besonders der Süden der Halbinsel, Malakka, und im Norden Burma erinnern in ihrem üppigen Waldreichtum schon an den malaiischen Archipel. Von Burma aus zieht eine regenreiche, mit Feuchtwald bestandne Zone nach Norden; Cherra Punji am Südabhang der Khasia-Berge ist der feuchteste Ort der Erde, mit einem durchschnittlichen Jahresniederschlag von 12000 mm (1861 fast 23000 mm). Weiter setzt sich der Regenwald fort durch das Bramaputratal bis an den Südfuß des Himalaja, den er, bis zu einer Höhe von 1000 m aufsteigend, durch Sikkim und Nepal begleitet, in den Flußtälern tief ins Innere des Gebirges vordringend. An Üppigkeit und Undurchdringlichkeit gibt er dem äquatorialen Urwald des malaiischen Archipels kaum etwas nach.

Dieser bedeckt ein geschlossnes Gebiet von mehr als 200 cm jährlichem Niederschlag, namentlich auf Borneo, Sumatra, den Philippinen (besonders an der Ostküste) und Molukken, denen sich auch Westcelebes und Westjava anreihen. Mit der Annäherung an Australien nimmt der Regenreichtum ab: Ostjava, Ostcelebes, die kleinen Sundainseln und Timor haben weniger als 200 cm im Jahr, und zwar um so weniger, je südlicher ihre Lage ist. Hier tritt der Monsunwald in seine Rechte, der auch im südlichen Siam und in Annam große Ausdehnung erreicht.

Während sich der tropische Regenwald über Neu-Guinea nach den Inseln der Südsee erstreckt, tritt er in Australien an der gebirgigen Ostküste nur in einzelnen, dem Savannenwald eingesprengten Enklaven auf, so nördlich und südlich von Brisbane, vor allem aber in Nordqueensland.

Was Afrika betrifft, so ist es in hervorragendem Sinne als der Erdteil der Savannen zu bezeichnen. Vor 20 bis 30 Jahren hatte der in Europa geborne, für Afrika zu einfache Sammelbegriff „Wald“ übertriebne Vorstellungen von sehr ausgedehnten Waldländern im zentralen Afrika erweckt, so daß ein Gebiet zusammenhängender Wälder, größer als die auf höchstens 40000 Quadratmeilen zu schätzende Hyläa Südamerikas sich aufzutun schien. Dabei wurden aber die zusammenhängenden, dichten Wälder, die Livingstone auf dem Wege vom Tanganika zum Lualaba durchschritt, zusammengeworfen mit den schmalen Waldstreifen, die die Wasserläufe im Steppengebiet begleiten, und mit den „Verdichtungen von Steppenbäumen“, die Pogge „häßliche, schattenlose Hochwälder“ nennt. Schon der italienische Reisende Piaggia, später Schweinfurth und vor allen Pechuel-Lösche haben durch ihre Spezialisierung unsre Anschauungen über den afrikanischen Wald geklärt und berichtigt.

Von dem Regenwinkel Kameruns und von Spanisch-Guinea aus zieht sich rechts und links der Grenze zwischen Kamerun und dem französischen Kongo ein zusammenhängender breiter Streifen Urwaldes zum mittleren und oberen Kongo hinüber und breitet sich hauptsächlich zwischen diesem selbst und seinem mächtigen nördlichen Nebenfluß, dem Ubangi, aus. Dieses zusammenhängende Gebiet des „Guinea-“ und „Äquatorialwaldes“ pflegt man in neuerer Zeit als die afrikanische „Hyläa“ zu bezeichnen, ein Name, der von Humboldt zuerst für das große Waldgebiet Südamerikas angewendet wurde. Von ihr aus erstrecken sich an den südlichen Zuflüssen des Kongo urwaldartige Galeriewälder bis tief in die Savanne hinein.

Nach Nordwesten hin setzt sich der Urwald als ein etwa 1 bis 2 Breitengrade tiefer Streifen über die Nigermündung an der Küste bis Liberia hin fort, gerade unser Schutzgebiet Togo überspringend, wo sich der Wald nur noch in feuchten Gebirgsschluchten gehalten hat.

Der Äquatorialwald erreicht im Osten kaum das Seengebiet. Weiter ostwärts findet sich Regenwald nur noch ganz zersprengt an den höheren Gebirgen: an der Ostküste des Albert-Edward-Sees, der nördlichen Westküste des Viktoria-Sees, am Kilimandjaro und Meru, in den Usambara- und Ulugurubergen, am Südende des Njassa-Sees, auf einem schmalen Küstenstreifen von Natal bis zur Delagoabai. Regenwald trägt weiter noch die nördliche Spitze und der ganze östliche Rand von Madagaskar. Diese Tatsache ist dadurch bedingt, daß hier der Passat als Regenwind auftritt.

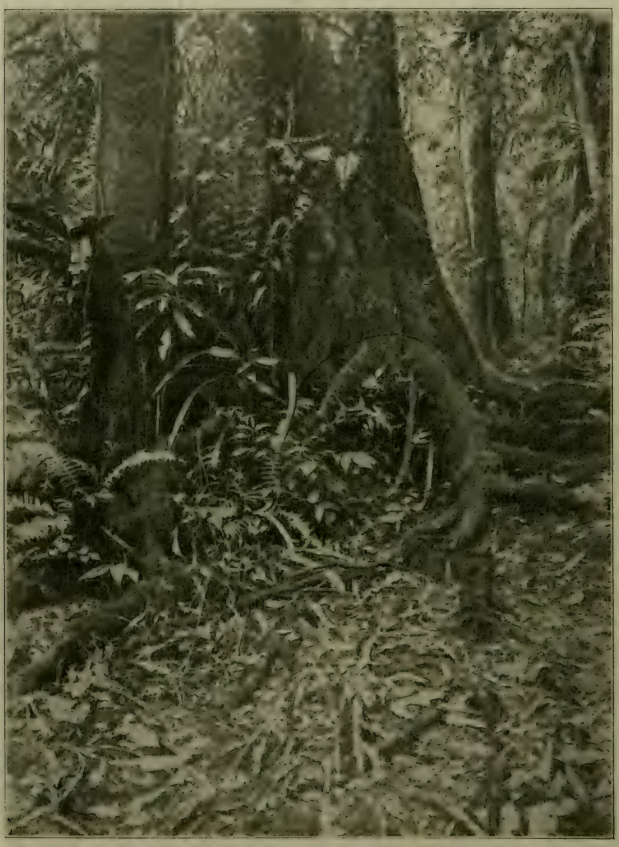


Abb. 137.
Mooswald auf Java. (Aufnahme von Dr. Jensen.)

Dieselbe Erscheinung begegnet im zentralen Amerika wieder. Auch hier finden wir deshalb tropischen Regenwald an den nordöstlichen Küsten der westindischen Inseln; doch ist er auf die feuchteren Inseln beschränkt, die großen Antillen und die südlicheren kleinen Antillen bis Guadeloupe.

Auch auf dem kontinentalen Zentralamerika ist, mit Ausnahme der trocknen Halbinsel Yucatan, der Osten das Gebiet der Feuchtwälder. Besonders im Südosten, in

Urwald auf der malaiischen Halbinsel.
Lichtung an einem Bach mit Amorphophallus Prainii (Araceе) und blühenden Akanthazeen (Phlogacanthus, Barleria).
(Nach einem Ölgemälde von R. Öffinger)

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Darien und Panama, sind sie vorherrschend, beschränken sich aber in Veragua und Costa Rica bereits auf einen schmäleren Streifen an der atlantischen Küste. Jenseits von Yucatan erscheint noch einmal ein schmaler Regenwaldstreifen an der Küste von Vera Cruz und Tabasco.

Das ungeheure Waldland Südamerikas pflegt man, wie schon bemerkt, als Hyläa zu bezeichnen. Über das ganze Stromgebiet des Amazonas zieht es sich hin, von den Cordilleren bis zum atlantischen Ozean, vom oberen Orinoco bis zum Madeira. Nur an der Mündung des Amazonas treten Savannen an den Strom heran. Allerdings ist dieses ganze weite Gebiet nicht zusammenhängend von immergrünem Regenwald bedeckt. Er tritt, da in Brasilien die Feuchtigkeit, auch die der Luft, sehr an die Wasserläufe gebunden ist, nur im Ufergebiet der großen Ströme auf: des Amazonas selbst, des Rio Negro im Norden, des Madeira, Tapajós, Xingu im Süden; ferner des Tacantius und Araguaya, des Paraguay und Paraná.

Abb. 138.
Waldgrenze am Kilimandjaro. Die Bäume sind mit Bartflechten (Usnea) dicht behangen.
(Aufnahme von Dr. Lohmeyer.)

In Ostbrasilien, zwischen dem Rio São Franzisko und Santos, findet sich ein immergrüner Küstenwald.

Eine besondre Form des immergrünen Regenwaldes ist der bereits erwähnte Galeriewald (Alluvialwald, Wasserwald, Uferwald). Viele Reisende bedienen sich, wenn sie die Landschaft des zentralafrikanischen Hochplateaus schildern, desselben Ausdrucks: sie vergleichen das Land mit einer stark geäderten Marmorplatte. Das Adernetz wird hervorgerufen durch schmale, oft nur 30 bis 50 m breite Waldstreifen, die die Flußläufe begleiten. Ihre Ränder grenzen ohne Übergang unmittelbar an die Savanne. In breiteren, tiefer eingeschnittnen Tälern können diese Waldstreifen in ihrem physiognomischen Eindruck den üppigen Charakter des Urwalds wiederholen, dessen floristische Zusammensetzung sie mit geringen Abweichungen dann auch teilen. Die durchschnittliche Höhe des obersten Laubdachs beträgt nach Schweinfurth 80 bis 100 Fuß. „Allein oft gewährt eine solche Galerie, von außen gesehen, längst nicht den imposanten Anblick, den man aus der Tiefe der Sohle des Baches genießt, da an vielen Stellen die Einsenkung der letzteren, welche den Galerien- oder Tunnelcharakter vollständig macht, kaum die Hälfte des Waldes über die Steppenfläche hervorragen läßt; viele Galerien sind ganz und gar in sie versenkt." Junker unterscheidet diese letzten noch als „Terassenwälder", indem er den Ausdruck „Galeriewald" auf die Uferwaldung in weniger tiefen Rinnen einschränkt. (Abb. 135).

Dieses Vorkommen mehr oder weniger breiter Urwaldstreifen mitten in trocknem Savannengebiet muß auffällig erscheinen und erklärt sich nur durch das reichliche Vorhandensein von Grundwasser. Während der tropische Urwald eine klimatische Formation ist, d. h. von den Niederschlägen abhängt, muß man die Galeriewälder zu den edaphischen Formationen rechnen, deren Daseinsbedingungen in der Beschaffenheit des Bodens liegen: ein beispielloser Reichtum von Quellen, die durch die tief eingesenkten Flußtäler angeschnitten werden, bietet den Galeriewäldern die Möglichkeit ihrer Existenz. Man hat sie desalb auch Wasserwälder genannt. Auf Flußauen, die nicht eingesenkt sind, sondern mit der Savanne annähernd in gleicher Höhe liegen, ist der Uferwald wohl mehr von den zeitweiligen Überschwemmungswassern als von ständigen Quellen abhängig. Die Bezeichnung „Alluvialwald" ist hier angebracht. In ihm sind die Anklänge an den Urwald nur noch schwach: die Lianen werden schmächtiger, Epiphyten seltner, die Bäume, die ihn zusammensetzen, entsprechen mehr der Savanne; es beteiligen sich zahlreiche Leguminosen, meist allerdings auch mächtige, vor allem rauhblättrige Ficus-Arten.

Eine andre Form des immerfeuchten tropischen Waldes ist der Höhenwald, der die Gebirgsabhänge etwa zwischen 1700 und 3000 m Meereshöhe bedeckt. Überall in den Tropen, wo sich die Gebirge zu solchen Höhen erheben, tritt er auf: an den vorderindischen Gaths, in Hinterindien, im malaiischen Archipel, auf Neu-Guinea, an den hohen Vulkanen Afrikas. In Amerika sind alle Ostgehänge der Cordilleren von Venezuela bis Bolivien mit dichtem Walde dieser Art überzogen, in dem die Gattung Cinchona den Ton angibt; von den westindischen Inseln tragen ihn nur die größeren; Haiti, Kuba und Jamaika. Die Feuchtigkeitsquelle, aus welcher der Höhenwald schöpft, sind die Nebel, die in dieser Region fast beständig die Gebirge einhüllen. („Nebelwald".) Die Gesamttemperatur, die ihm zu Gebote steht, ist erheblich niedriger als die des immergrünen Regenwaldes der Ebne und der niederen Bergregionen. Er unterliegt

— abgesehen von den Lichtverhältnissen — ähnlichen Bedingungen wie die Wälder der feuchten Subtropen, weshalb ihn Engler mit einem mißverständlichen Ausdruck als „subtropischen Höhenwald" bezeichnet. Meist geht er von unten her allmählich aus dem eigentlichen Urwald hervor. Die Baumarten, die in jenem herrschen, werden mehr und mehr von andern ersetzt, die sich durch Wuchs und Tracht schon unterscheiden. Nicht schlanke, bis 50 m hohe Säulenstämme ragen im Höhenwalde auf, sondern knorrige, krüpplige Gestalten gewinnen die Oberhand, erreichen aber zuweilen noch mächtigeren Umfang als Urwaldbäume. Von außen bewahren die Bäume des Höhenwaldes mehr eine gleichmäßige Durchschnittshöhe. Giesenhagen nimmt als Erklärung dieser Tatsache an, daß Stürme das Aufkommen der einzelnen über den Wald hoch emporragenden Riesenwipfel unmöglich machen. Das dürfte kaum der wahre Grund sein. Die Profillinie des Bergwaldes erscheint zwar gleichmäßiger als die des eigentlichen Urwaldes, aber immer noch zackig genug. Für diesen Gradunterschied ist wohl hauptsächlich die gleichmäßigere Zusammensetzung verantwortlich zu machen. Der Bergwald ist allerdings nur im Oberwuchs weniger formenreich als der Urwald der Ebne; die einzelnen Arten stehen dichter zusammen. Plankenstützen aus Brettwurzeln kommen an den Stämmen nicht mehr vor. Dafür sah ich am Kamerunberg Araliazeenbäume von ganz eigenartiger Wuchsform. Nicht ein Stamm entsteigt dem Boden, sondern es erheben sich drei bis zehn und mehr einzelne Stämme von verschiedner Dicke, die sich dicht über dem Erdboden oder auch erst bei 3 bis 5 m Höhe vereinigen; aus der Vereinigung steigen dann ein oder mehrere starke Stämme empor: der Baum steht wie auf Stützen, zwischen denen man nicht selten hindurchgehen kann. Sie nehmen einen Raum ein, der bis 25 m im Umfang hat, und auf dem Ganzen ruht eine niedrige Krone von gewaltiger Ausdehnung. Palmen, die im Urwald überhaupt selten sind, fehlen in dieser Höhe ganz. Gagel (Myrica), Erikazeen (Agauria), Araliazeen (Schefflera) und tropische Nadelbäume wie Juniperus und Podocarpus (Abb. 136) bezeichnen den Beginn des Höhen-

Abb. 139.
Waldgrenze am Kilimandjaro. Ganz mit Flechten beladne Baumäste.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

waldes. Elegante Baumfarne, einzeln, oder in anmutigen Gruppen, sind für ihn charakteristisch. Von oben bis unten oft sind Stämme und Äste, ja selbst Blätter mit Moosen überzogen, die in dieser stets feuchten Atmosphäre unglaubliche Üppigkeit erreichen; mit der ganzen Hand, bis an die Knöchel, muß man durch die Moosmäntel hindurchgreifen, um an das Holz zu kommen. Von den Zweigen hängen sie in fußlangen, feinen Strähnen herab. Andre Bäume tragen statt dessen schwellende Polster oder zarte Behänge der zierlichen Hautfarne (Hymenophyllazeen), braun oder smaragdgrün, mit glitzernden Tauperlen bedeckt.

Stark verändert gegen den Urwald tieferer Regionen ist im Höhenwald die Bodenvegetation. Sehr häufig sind Farne in ihr, ungemein reich, aber ist sie an kräftigen Stauden aus Familien, die in der Ebne selten sind, wie Labiaten, Umbelliferen, Kompositen. Dazwischen klettern Brombeeren und erinnern mit Storchschnabel und Veilchen an die Waldflora unsrer Breiten. Auf Lichtungen treten schon die eigenartigen baumförmigen Lobelien und Kompositen auf, die im Grasland oberhalb des Waldes noch häufiger werden.

Lianen sind im Höhenwalde nicht selten, doch erreichen sie nur geringe Stärke. Dagegen bedeckt eine üppige, wenn auch nicht allzu artenreiche Epiphytenvegetation, Farne und Blütenpflanzen, die Bäume. Je höher wir kommen, um so mehr tritt sie zurück, alle Zweige sind in dichte Moosdecken gehüllt. Häufiger auftretende Strähnen der Bartflechte (Usnea) zeigen an, daß wir uns der oberen Grenze des „Nebel-" oder „Mooswaldes" nähern. Am Waldrande selbst hängt sie, grau oder gelb, in ganzen Schleiern meterlang aus den Bäumen herab: ein wirklich märchenhafter Anblick bei der nebligen Dämmrigkeit, die in und unter den Kronen herrscht (Abb. 18, 138, 139).

3. Der Bambuswald.

Die Daseinsbedingungen dieser Formation sind noch wenig erforscht. Schimper glaubt, daß das Auftreten von Bambusbeständen mit Eigenschaften des Bodens verknüpft sei, die andern baumartigen Gewächsen weniger günstig sind. Meine Beobachtungen in Borneo bestätigen diese Annahme: ich fand ziemlich ausgedehnte Bambuswälder im trockengründigen Hügellande von Südostborneo, aber mitten im weiten Urwaldgebiet. Eine gewisse, nicht zu geringe Menge von Niederschlägen und Luftfeuchtigkeit ist für das Aufkommen von Bambusbeständen sicher notwendig. In Amerika wie in der alten Welt finden sie sich hauptsächlich in den feuchteren Höhenlagen der Gebirge. So tritt in den ostafrikanischen Hochgebirgen, die sich über 2000 m erheben, ziemlich allgemein an der Grenze zwischen dem unteren, immergrünen Regenwald und dem Nebelwald eine Zone auf, in der dichte und hohe Bambusbestände herrschen. Ähnliches berichtet Busse aus Ostjava. Im Himalaja steigen Bambusen bis 3400 m, noch höher in den Anden. Hier bilden Chusquea-Arten über der Baumgrenze auf weite Strecken hin undurchdringliche Dickichte, die Carizales.

Wo der Bambuswald den Übergang zwischen dem Regenwald und dem Höhenwald vermittelt, nimmt er jedenfalls noch eine Menge Vegetationselemente aus jenem auf. Busse schreibt vom Bambuswalde des Semeru: „Seine Strauch- und Kraut-

flora ist zur überwiegenden Mehrzahl ihrer Glieder mit denjenigen des Regenwaldes gleicher Höhenzonen Ostjavas identisch und zeigt die allgemein bekannten Erscheinungen der Anpassung an ein regenreiches Klima. In dem mehr oder weniger dichten Schatten des Bambusdomes begegnen wir Cyperazeen, Liliazeen, Amaryllidazeen, Zingiberazeen, Kommelinazeen, Melastomatazeen, Piperazeen u. a. m., die hier bei entsprechender Feuchtigkeit die günstigsten Vegetationsbedingungen finden. An epiphytischen Orchidazeen und anderen Epiphyten fehlt es ebensowenig wie an der kletternden Freycinetia."

Abb. 140.
Bambuswald auf Borneo. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Einförmiger zusammengesetzt sind die in geringen Höhenlagen auf Borneo von mir durchwanderten Bambuswälder (Abb. 140). Nur selten finden sich höhere Laubbäume. Stammpalmen, wie Caryota, scheinen in den lichteren Räumen der Bambusbestände aber leichter aufzukommen als im Urwalddunkel. Holziger Unterwuchs ist meist nur wenig vorhanden, ebenso, außer an offnen Stellen, krautige Bodenvegetation, da vielfach eine Lage abgefallner Bambusblätter den Boden bedeckt.

4. Der Monsunwald.

Reist man in der Zeit von Juli bis November vom Westen der Insel Java nach dem Osten, so fällt ein außerordentlicher Wandel der Vegetation auf. In Westjava bedeckt üppiges Grün die Berghänge, tropischer Urwald in der schwersten Form. Schon die Ebnen und niederen Hügel Mitteljavas tragen dagegen einen Wald, der um diese Zeit fast entblättert dasteht. In der Regenzeit schmückt auch ihn ein freudiges Grün, eintöniger allerdings als das des immergrünen Tropenwaldes. Dieser periodische Laubwechsel ist bedingt durch den ausgesprochnen Wechsel zwischen trocknem Ostmonsun

und feuchtem Westmonsun; die von diesem Wechsel abhängigen Wälder werden deshalb Monsunwälder genannt. Der Hauptcharakterzug des Monsunwaldklimas liegt darin, daß die Trockenzeit den kürzeren Teil des Jahres ausmacht, und daß die längere Regenperiode noch beträchtliche Niederschläge mit sich bringt. Das nur die feuchte Zeit über dauernde Laub der Monsunwaldbäume ist daher auch kaum oder wenig xerophil gebaut. Ihre übrigen Organe, vor allem Rinde und Knospen, besitzen dagegen eine der Trockenheit angepaßte Struktur. Solche klimatischen Verhältnisse finden sich außer im östlicheren Java noch in großen Teilen Hinterindiens; ferner stellenweise in Brasilien und Afrika, wo aber weder sie selbst noch die von ihnen abhängige Vegetation genauer erforscht sind.

Die Monsunwälder Asiens enthalten als wesentlichen Bestandteil den Tiekbaum, Tectona grandis, der in mehr oder weniger reinen Beständen auftreten kann. Gegenüber dem immerfeuchten tropischen Regenwald ist der Monsunwald überhaupt weniger mannigfaltig zusammengesetzt, wenn auch immer noch bunt genug. Die Bäume erreichen eine Höhe von 30 bis höchstens 40 m und selten mehr als 1 m Dicke. Die Stämme sind häufig gefurcht oder auch etwas gedreht, im ganzen aber noch von hohem, gradem Wuchs. Bei manchen Arten, wie den im Monsunwald ziemlich häufigen Sterculien, findet sich an der Stammbasis das Plankengerüst. Die Rinde ist gewöhnlich nicht dünn und glatt, sondern erzeugt eine dicke, schuppige oder fasrige Borke. Da die Bäume im Monsunwald weniger dicht stehen als im stetsfeuchten Urwald, so entwickeln sie eine breitere Krone. Die Größe der Blätter ist im Durchschnitt nicht geringer als im Regenwald; beim Tiekbaum erreichen sie 40 bis 70 cm Länge und 30 bis 50 cm Breite. Kauliflorie kommt selten vor.

Abb. 141.
Albizzia hypoleuca, (Ostafrika), mit Schirmkrone.
(Aufnahme von Geheimrat Dr. W. Busse. Zur Verfügung gestellt von K. W. K.)

Im trocknen Ostmonsum werfen, wie schon gesagt, mit Ausnahme einiger Immergrünen, die Bäume ihr Laub, so daß sie ganz kahl dastehen. Die trocknen, bei jedem Schritte knisternden Blätter bedecken den Boden ganz. Dieser Bodenbelag ist es neben der Trockenheit des kahlen Monsunwaldes wohl hauptsächlich, was seine Armut an

Unterholz, besonders aber an krautiger Bodenvegetation nach sich zieht. Palmen treten selten auf, häufiger Bambusen. Die Kräuter des Bodens wechseln sehr nach seiner Beschaffenheit. Ist er feucht und humos, so stellen sich Zingiberazeen ein, die gegen Ausgang der Trockenzeit ihre prächtigen Blüten entfalten. Besonders trockne Stellen sind vornehmlich mit hohen Gräsern bewachsen. Unter den unscheinbaren Stauden sind namentlich Malvazeen, Kompositen, einige Arazeen, kleine Akanthazeen und Kommelinazeen, endlich verschiedne in der Trockenzeit blühende Amaryllidazeen zu erwähnen.

Abb. 142.
Savannenbäume (Abessinien) von dünnen Lianen überspannen.
(Aufnahme von Prof. Dr. Rosen.)

Lianen finden sich in den Monsunwäldern wohl seltner als im Regenwald, fehlen aber durchaus nicht, wie es Junghuhn aus den Tiekwäldern Javas berichtet. Raciborski korrigiert diese Angabe folgendermaßen: „Tatsächlich kann man manchmal größere Strecken durchwandern, ohne Epiphyten oder Lianen zu sehen; es fehlen aber weder die einen noch die andern. Hie und da hängt oben eine über 1 m lange

Hülse der mächtigen kletternden Entada scandens, und in keinem Museum habe ich so schöne „Affentreppen", jene Lianen mit flachem, breitem, treppenartig gebogenen Stamm gesehen wie hier. Seltner finden wir Stämme, die von den Würgwurzeln einer Araliazee oder Ficus umsponnen sind. Und auch die Epiphyten fehlen nicht ganz, wenn sie auch in der Zahl der Arten und Individuen stark zurückstehen hinter jenen des immergrünen Waldes." Gar nicht selten sind Nischenfarne, die zum Teil, wie Polypodium rigidulum, während des Ostmonsuns ebenfalls ihre Blätter werfen. Auch die hängenden Spreiten des Geweihfarns (Platycerium) fallen häufig auf. Die eigentliche Heimat aber ist der Monsunwald für jene äußerst xerophilen Epiphyten, die vermöge ihrer Organisation noch an den letzten dünnen Zweigenden sich anzusiedeln vermögen, wie Drymoglossum von den Farnen und die dickblättrigen, teilweise Sackblätter bildenden Asklepiadazeen (Hoya, Dischidia).

Zahlreich sind auch Orchideen, und zwar gerade schönblühende Arten. Merkwürdig häufig tragen die Äste der Bäume Loranthus-Büsche, die oft ebenfalls große, leuchtende Blüten entwickeln. Überhaupt ist nach den Berichten aller Reisenden die Blütenfülle des Monsunwalds größer als die im Urwald. Auch kommt sie mehr zur Geltung, weil die Blütezeit mit der Trockenperiode zusammenfällt, in der die Blattmasse so stark gemindert ist.

5. Der Trockenwald.

Gestaltet sich in der Tropenzone der jährliche Ablauf des Klimas so, daß die Regenperiode zwar noch ausreichende Feuchtigkeit bringt, die Trockenzeit aber sehr niederschlagsarm ist und den größeren Teil des Jahres über dauert, so können nur noch xerophile Gehölze zu Waldbeständen zusammentreten, die man Trockenwälder nennt. Ihre häufigste Form ist der Savannenwald, der mit dem immergrünen Regenwalde fast nichts mehr gemein hat. Die Bäume erreichen, mit wenigen Ausnahmen, selten 20 m Höhe und stehen häufig in so lichter Anordnung, daß man sie kaum noch als waldbildend bezeichnen kann. Die Baumwipfel berühren sich meist nicht. Dieses raume Auftreten im Verein mit der Blattausstattung der Bäume läßt dem Boden faßt keinen Schatten zuteil werden. In der Ausbildung der Blätter äußert sich natürlich zuerst die formgestaltende Wirkung der Trockenheit. Fast ausnahmslos sind sie klein, selten freudig grün, zuweilen mehr oder weniger grau behaart. Bei den typischen Gliedern des Savannenwaldes, den fiederblättrigen Leguminosen, vermögen sie bei hohem Sonnenstande Profilstellung anzunehmen, wodurch ihre Schattenwirkung so gut wie ganz aufgehoben wird. In der Trockenzeit steht der Savannenwald fast laublos da; nur wenige Bäume mit sehr derben Blättern sind immergrün, in Afrika z. B. einige Uapaca-Arten (Abb. 2), eine Anzahl Capparidazeen, Balanites aegyptiaca, in Australien und Südamerika vor allem Proteazeen. Ein höchst typisches Beispiel eines trockenkahlen Baumes ist die im nordöstlichen Afrika vorkommende Boswellia papyrifera, die stellenweise reine waldartige Bestände bildet. Nur etwa von Mitte Juli bis Ende August, der kurzen Zeit der sommerlichen Regen, steht sie im Schmuck ihrer 4- bis 5-jochig gefiederten, wollig behaarten Blätter da, die ganze übrige Zeit des Jahres mit völlig kahlen Ästen.

Baritofluß in Borneo, mit schwimmender Vegetation (Wasserhyazinthe, Monochoria vaginalis)
Am Ufer links Sagopalmen (Metroxylon spec.), rechts malayisches Dorf in einem Kokoshain

(Nach einem Aquarell von R. Oeffinger)

KOSMOS GESELLSCHAFT DER NATURFREUNDE STUTTGART

Höchst eigenartig ist der Habitus der xerophilen Savannenwaldbäume. Die niedrigen Stämme sind nicht glatt und selten säulenförmig grade aufstrebend, sondern steigen oft, ein wenig knorrig oder krüpplig, mehr oder weniger schräg empor. Eine meist helle, nicht selten fast weiße, rissige Borke bedeckt sie in dicker Lage. Das Holz dieser Bäume ist gewöhnlich fest gefügt; nur bei wenigen, wie dem Affenbrotbaum und andern Bombakazeen, auch Sterkuliazeen, erscheint es schwammig weich und dient als Wasserspeicher. Solche Arten haben meist einen dickeren und höheren Stamm als die übrigen Bäume des Trockenwaldes und eine glattere, ledrig-fasrige Rinde. Das

Abb. 143.
„Myombo"-Wald in Ostafrika, ein aus verschiednen kleinblättrigen Leguminosen zusammengesetzter Trockenwald. (Aufnahme von Geheimrat Dr. W. Busse. Zur Verfügung gestellt vom Kolonialwirtschaftl. Komitee.)

Wurzelsystem der Holzgewächse ist in dieser Formation kräftig entwickelt und dringt bis zum Grundwasser vor. Ein verhältnismäßig hoher Grundwasserstand gehört wahrscheinlich zu den Daseinsbedingungen des Savannenwaldes.

Die Krone seiner Bäume ist oft stockwerkartig gegliedert, noch öfter aber schirmartig abgeplattet oder gar trichterförmig vertieft (Abb. 121 u. 141). Dieser Typus tritt uns in allen Reiseschilderungen und auf allen Savannenphotographieen mannigfaltig immer wieder entgegen. „Tausende und abertausende dieser meist graubraunen Baumschirme — sagt Hans Meyer — zerstreut über die vom roten Boden durchleuchtete Grasflur verleihen der Landschaft eine eigenartige Physiognomie." Die ökologische Bedeutung dieser Kronenform ist noch nicht genügend erklärt. Daß sie

einen Schutz gegen die austrocknende Wirkung des Windes darstellt, scheint einleuchtend, da nur die schmalen Seiten der Kronen ihr ausgesetzt sind.

Auch im Savannenwald finden sich Lianen recht häufig, doch längst nicht in so reicher Ausbildung wie im immergrünen Regenwalde; meist sind sie nur bindfaden- bis fingerstark, sehr selten armdick (Abb. 142). Von der großen Masse der Urwald-Epiphyten vermögen nur wenige besonders xerophil organisierte, in den Steppenwald überzusiedeln. Reichlich aber sind, wie im Monsunwald, die blütenprächtigen schmarotzenden Loranthazeen auf den Ästen angesiedelt. Und da auch die häufig sehr zarten Blüten der Bäume größtenteils zur Höhe der Trockenzeit, wenn die Bäume laublos dastehen, zur Entwicklung kommen, so ist die Farbenpracht des Savannenwaldes zeitweise sehr anziehend.

Abb. 144.
Aloe-Landschaft in Natal. (Nach einer Zeichnung von R. Oeffinger.)

An Bodenkräutern ist der Savannenwald reich, freilich schließen sie sich in der Regel zu inselartigen Flecken um den Grund der Bäume zusammen, große Stellen offnen Bodens zwischen sich frei lassend. Namentlich treten die im Urwald fast fehlenden Gräser in reicher Zahl auf. Auch sie tragen stark xerophiles Gepräge. In einzelnen von einander getrennten Büscheln entspringen die harten, schmalen, gefalteten oder zusammengerollten Blätter. Aber selbst so typische Feuchtpflanzen wie Farne habe ich in xerophilen Formen

(Polypodium) am Boden des Savannenwaldes gesehen (Abb. 84). In Amerika beherrschen stachlige Blomeliazeen weite Strecken des Grundes.

Was die Zusammensetzung des Savannenwaldes anlangt, so treten am häufigsten fiederblättrige Leguminosen auf, in allen Weltteilen vorwiegend Akazien. Brachystegia- und Berlinia-Arten, nicht selten weite Strecken mit reinem Bestand überziehend, setzen den von den Eingeborenen Ostafrikas „Myombo" genannten Trockenwald zusammen (Abb. 143). Dalbergia melanoxylon, Poinciana elata, Tamarindus indica, Albizzia-, Pterocarpus- und Erythrina-Arten vervollständigen, aber erschöpfen die Liste der Savannenwald-Leguminosen nicht. Vielfach stellen die Savannenwälder aber auch sehr reich gemischte Bestände dar, mit Sterculia- und Strychnos-Arten, Combretum und Terminalia, Zizyphus und andern Rhamnazeen, der Euphorbiazee Uapaca, Sapindazeen, Kapparidazeen, Burserazeen, Feigen, dem Leberwurstbaum u. a., wie es als schönes Beispiel der „Sachsenwald" bei Daressalam zeigt (Abb. 2 u. 84). Seltner finden sich im Savannenwalde die baumartigen Kandalaber-Euphorbien. Äußerst charakteristische Trockenwälder bilden sich nach der Schilderung von Diels in Australien. Die Gattung Eucalyptus gibt dort den Ton an mit schmalen, sichelförmigen Blättern in senkrechter Stellung und von blaugrüner Färbung. Natürlich fehlen auch hier die Akazien nicht. Als ganz eigentümliches Element aber stellen sich Casuarinen ein mit ihren schachtelhalmartigen, blattlosen Zweigen. Die im ganzen nicht sehr hochwüchsigen Vertreter dieser Gattung erinnern im Habitus häufig an Kiefern. Schließlich bildet noch eine echte Gymnosperme, die Cupressineen-Gattung Frenela, eine bemerkenswerte Bereicherung des Eucalyptus-Waldes. Der Unterwuchs besteht aus Gras oder aus immergrünem Strauchgestrüpp.

Aus dem tropischen Amerika schildert Schimper die Savannenwälder folgendermaßen. In Venezuela, bei der Besteigung der Küstenkordillere von Süden her, näherten sich die in der Ebne zerstreuten Bäume zum nahezu geschlossnen Walde. Er bestand vorwiegend aus Leguminosen mit schirmförmiger Krone, namentlich aus Cassia-Arten, deren völlig entlaubte Zweige von gelben Blüten bedeckt waren. „Zerstreut zwischen den entlaubten Bäumen zeigten sich zwei immergrüne, sehr derbblättrige Baumarten, die Proteazee Rhopala complicata und der Caju, Anacardium occidentale. Alle Äste, namentlich aber die der entlaubten Bäume, trugen kleine, hartblättrige oder dichtbehaarte Tillandsien und einige ebenfalls ausgesprochen xerophile Orchideen, namentlich eine schön blühende Jonopsis. Eine säulenförmige Cereus-Art von gleicher Höhe wie die Bäume zeigte sich häufig zwischen den letzten. Der Boden war von reichem und hohem, aber völlig vertrocknetem Graswuchs bedeckt. — Savannenwälder sind gewiß noch anderwärts im tropischen Amerika vorhanden. So scheinen die „Capoes", die Waldparzellen, welche die Vegetation der Savannen in Zentralbrasilien auf feuchterem Boden ersetzen, zu diesem Typus zu gehören."

Es wurde eben erwähnt, daß in Afrika Kandelaber-Euphorbien, in Amerika Säulen-Kakteen zuweilen im Savannenwalde auftreten. Zu seinen typischen Gliedern gehören sie jedoch nicht, vielmehr zu einer andern Form des Trockenwaldes, die wir als Dornwald bezeichnen. Diese kommt unter denselben klimatischen Bedingungen wie die Savannenwälder zur Ausbildung, aber auf trocknerem oder nährstoffärmerem

Boden. Wie in einem früheren Abschnitt schon dargelegt, macht sich ja überhaupt in regenarmem Klima der Einfluß der Bodenbeschaffenheit auf die Vegetation viel mehr geltend als in immerfeuchten Gebieten.

Der Dornwald verhält sich hinsichtlich der Gesamthöhe und der Belaubung wie der Savannenwald, zeigt den xerophilen Charakter aber noch viel ausgeprägter. Besonders tritt eine große Anzahl kleinlaubiger, meist laubwerfender Sträucher aus den Familien der Euphorbiazeen, Celastrazeen, Capparidazeen, Rhamnazeen, Rubiazeen

Abb. 145.
Euphorbia Huberti auf einer steinigen Insel des Viktoria-Sees. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

u. a. zu einem mehr oder weniger dichten Unterholz zusammen, fast alle mit graden oder hakig gebognen Stacheln bewehrt. Gesellen sich noch dünne Lianen hinzu, wie es stellenweise in reichem Maße geschieht, so wird der Dornwald unpassierbar. Bodenkräuter, namentlich Gräser, sind nur spärlich vorhanden, auch an Epiphyten ist der Dornwald arm. Die Hauptmenge des Oberholzes machen wieder akazienartige Leguminosen aus. Dazu kommen als besonders eigenartiges Element baumartige Sukkulenten, in Afrika hauptsächlich die Kandelaber-Euphorbien (Abb. 145), aber auch stämmige Aloe-Arten (Abb. 100). „Mit ihrer steifen, gezierten Erscheinung — sagt Kandt — steht die Kandelaber-Euphorbie da, als hätte sie ein Kunstgärtner des Empire oder der Zeit Ludwigs XVI. erfunden. Auf den Stichen eines Chodowiecki, zwischen Platanenalleen und regelrecht beschnittnen Taxushecken würde sie nicht störend auffallen."

Bodenbeschaffenheit und andre Umstände vermögen den Dornwald — besonders durch Ausschluß der Konkurrenz — stark abzuändern. Zuweilen tritt ein und dieselbe Art über größere Strecken hin alleinherrschend auf. Wir finden dann reinen Akazien-Dornwald (Abb. 65) oder Euphorbien-Dornwald. Wiegen die strauchigen Formen vor, so ergibt sich der Dornbusch, der, wie in Ostafrika, dadurch einen ganz besondren Charakter erhalten kann, daß dickfleischige Gewächse die Oberhand gewinnen. Nirgends wohl ist dieser Sukkulentenbusch schöner ausgebildet als am Südfuß des

Abb. 146.
Sukkulentenbusch südlich vom Pare-Gebirge (Ostafrika), mit Euphorbia, Sanseviera, Pyrenacantha u. a. dickfleischigen Pflanzen. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Pare-Gebirges in Ostafrika, wo als eigenartigster Bestandteil die früher schon geschilderte Adenia globosa mit ihrem klotzförmigen Stamm auftritt (Abb. 14, 70, 71). Hinzu kommt Pyrenacantha malvifolia mit ihrem kleineren, regelmäßigeren Knollenstamm. Von Euphorbiazeen finden sich niedrige Euphorbia- und Monadenia-Arten, von Asklepiadazeen die milchsaftstrotzenden Stapelia- und Caralluma-Arten mit oft großen, aber trüb gelb oder braun gefärbten Blüten. Besonders formenreich aber ist die Gattung Sanseviera vertreten. Wie im Steppen- und Dornwald, so klettern auch hier halb stammsukkulente Lianen (Cissus-Arten, Vanilla Rocheri), blattlos, oder mit verhältnismäßig großen, fleischig-ledrigen Blättern, in das Gesträuch und die niedrigen Bäume, von deren Grau sie besonders in der Trocken-

zeit durch ihre tiefgrüne Farbe abstechen. Nichtfleischige, stachlige Akanthazeen sind der Bodenvegetation reichlich beigemischt. Kaum zehn Schritte weit kann man selbst mit dem Buschmesser in diesen Verhau eindringen (Abb. 146). Auf steinigem Boden verarmt diese Formation bis zur Halbwüste. — Ökologisch und bis zum gewissen Grade auch physiognomisch ähnlich erweisen sich in Mexiko und Südbrasilien jene halbwüsten Formationen, in denen stachlige Kugelkakteen, Agaven und erdbewohnende Bromeliazeen zu lockeren oder festeren Verbänden zusammentreten.

Aber auch Dornwald und Dornbusch spielen im tropischen Amerika eine hervorragende Rolle. Es sind die Catingas (=weißer, lichter Wald) Brasiliens, die durch ihre eigenartigen physiognomischen Züge die Aufmerksamkeit der Reisenden seit langem auf sich gezogen haben. Hauptsächlich finden sie sich in den nördlichen Provinzen Ceará, Pernambuco, Bahia, fehlen aber auch im Süden, z. B. in Minas Geraes, nicht. Sie stellen in der Hauptsache dornige Gebüsche dar, an deren Zusamensetzung, wie in Afrika, sich in erster Reihe Mimoseen beteiligen. Dazwischen erheben sich zahlreiche Bäume, vor allen die auffälligen Tonnenstämme der Cavanillesia, Chorisia (s. Abb. 23 der Abt. „Pflanzengeographie" dieses Bandes) und Säulenkakteen. Auch niedrige Palmen kommen vor. Dünne Lianen klettern im Gesträuch empor. Der streckenweit gänzlich offne Sandboden beherbergt hauptsächlich stachlige Bromeliazeen-Rosetten und wenige andre graugrüne, meist behaarte Pflanzen.

Auch auf den Antillen sind Dorngehölze reich entwickelt; die kleinen dänischen Inseln sollen von ihnen fast ganz überzogen sein. Zusammengesetzt sind sie in erster Linie aus Mimoseen und Cereus-Arten.

b) Das Grasland.

Grasfluren entwickeln sich in den Tropen hauptsächlich in zweierlei Form: als Savanne und als Steppe. Bei ihrer Unterscheidung stoßen wir auf eine große Unsicherheit der Bezeichnung. Was der eine Reisende Savanne nennt, heißt bei dem andern Steppe. Aber nicht bloß bei den großen Durchquerern von Afrika z. B., die zum Teil wenig tief vorgebildete Botaniker und Geologen waren, herrscht diese Unsicherheit, sondern auch neuere Pflanzengeographen wenden die Fachausdrücke in abweichendem, ja entgegengesetztem Sinne an. Engler z. B. spricht von Steppe, wo Schimper Savanne sagt.

Ich schließe mich hier dem auf Griesebach zurückgehenden Sprachgebrauch Schimpers an, der als Steppe eine Grasflur bezeichnet, von der höhere holzige Gewächse ausgeschlossen sind; Halbsträucher, d. h. niedrige, in ihren unteren Teilen verholzende Pflanzen finden sich. Sehr häufig tritt ein Blütenflor auf, der beim Beginn der kurzen Regen, die die Steppen empfangen, wie hervorgezaubert erscheint und mit ihrem Aufhören dem Tode geweiht ist. Knollen- und Zwiebelgewächse machen die Hauptmasse dieser Prachtblüher aus.

Auch die Savanne ist ein Grasland, aber durchwebt mit einzeln oder in kleinen, inselartigen Beständen auftretenden Holzgewächsen, Sträuchern und Bäumen. Es wurde schon erwähnt, daß in trocknen Klimaten geringfügige Bodenverschiedenheiten, aber

auch kleine Änderungen der Feuchtigkeit eine Veränderung der Vegetation mit sich bringen können, indem gewisse Arten in der Konkurrenz mit andern stark begünstigt werden. So können im Savannenwalde die Gräser des Bodens die Übermacht gewinnen; der Baumwuchs lichtet sich mehr und mehr, jedenfalls in solchem Maße, daß von Wald nicht mehr gesprochen werden kann. Wir haben dann eine Savanne, die durch Verarmung des Savannenwaldes an Holzgewächsen entstanden ist. Umgekehrt kann Savanne auch durch Bereicherung der Steppe mit Holzgewächsen entstehen. Pechuel-Lösche nennt deshalb mit Recht die Savanne das Mittelglied zwischen Wald und Steppe. „Dem ersteren ist sie durch Beimengung reiner Grasbestände untergeordnet, der letzteren durch Zulassung des Baumwuchses auf trockengründigen Bodenstrecken überlegen."

Abb. 147.
Wolfsmilchsteppe (Euphorbia virosa) in Südafrika.
(Originalaufnahme.)

Die vergängliche Blütenpracht der Knollen- und Zwiebelgewächse vieler Steppengebiete ist der Savanne fremd. Und das ist vielleicht der wichtigste Unterschied zwischen Savanne und Steppe; das Fehlen der strengen Periodizität in der Savanne. „Selbst während der Höhe der trockneren Jahreshälfte liegen die Campinen (= Savannen) blos scheinbar gänzlich verödet und tot. Denn überall zwischen den abgestorbnenund teilweise verbrannt aufragenden Halmen wie zwischen dem Gewirr niedergebrochner Pflanzenteile entwickeln sich spärliche junge Triebe. Sogar auf der offnen Flur, wo der Sonnenbrand mit vollster Kraft einwirkt, kommt das Wachstum nicht völlig zum Stillstand. Stets junge Blättchen und Sprosse treibend, harren die Gräser, wie im Halbschlummer sich leise vorbereitend, ihrer wiederkehrenden Vegetationsperiode, um dann in kürzester Zeit zur vollen Höhe emporzuwuchern. Man gewinnt den Eindruck, daß sie von dem Auftreten der Gewitter, also von dem Verlauf der eigentlichen Regenzeit, überraschend unabhängig sind."

Die Gräser der Steppen und Savannen wachsen stets als Büschelgräser (vergl. S. 424.) Durch ein Maschenwerk kahlen, meist eisenhaltigen, roten oder gelben Bodens sind die einzelnen Büsche mehr oder weniger von einander getrennt. Allen diesen Gräsern, deren Mehrzahl zu den beiden Unterfamilien der Andropogoneen und Panizeen gehört, eignet mehr oder minder starre Beschaffenheit der Blätter.

Steppen und Savannen stellen xerophile Grasformationen dar. Auch die hygro-

phile Grasflur unsrer Breiten, die Wiese, fehlt in den Tropen nicht; doch vermag sie nur dort aufzukommen, wo sie genügend Feuchtigkeit in Form von Niederschlägen oder Nebeln empfängt. Da in den Tropen solche Gebiete aber sofort von Waldwuchs eingenommen werden, so tritt Wiesenland, mit seiner geschlossnen Narbe rasig wachsender Gräser (vergl. S. 424) zwischen den Wendekreisen nur an verhältnismäßig beschränkten Stellen auf, in den Einsenkungen höherer Gebirge, den Mulden von Plateaulandschaften und an sanften Hängen mit felsigem Untergrund. Eine größere Zahl bis meterhoher Gräser setzt diese Wiesen zusammen, und massenhaft hohe Stauden mischen sich ein, wie Liliazeen, Iridazeen, Orchideen, Leguminosen, Umbelliferen, Gentianazeen, Kompositen u. a.

Abb. 148.
Im Hintergrunde Dornbusch, vorn Amarantazeen.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

1. Die Savanne.

Die allen Savannen gemeinsamen Züge sind eben besprochen worden; in ihren Besonderheiten ist diese Formation sehr wandelbar. So unterscheidet man zunächst nach der Höhe der Gräser die Niedergrassavanne und die Hochgrassavanne. Letzte bedeckt mehr sandigen und lehmigen, erste mehr felsigen Boden, hauptsächlich Höhenrücken. Die Niedergrassavanne wird von Gräsern gebildet, die der Hauptmasse nach durchschnittlich 1 m hoch werden und sich nicht besonders voll bestocken, hauptsächlich Panicum- und Eragrostis-Arten. Sie gestatten freie Umschau und hindern das Durchstreifen nicht. Doch finden sich in manchen Gegenden allenthalben zwischen den niedrigen Gräsern zerstreut graziös im Winde schwankende, sehr lockre Garben bis 3 m hoher Andropogon- und Cymbopogon-Arten. Der Bestand an Bodenstauden, die zu Anfang der Regenzeit leuchtende, duftende Blüten entfalten, scheint sehr zu wechseln. Sie gehören den Familien der Amarantazeen, Leguminosen, Skrophulariazeen, Kompositen an. Die Niedergrassavanne bildet hauptsächlich die Grundlage für die gleich zu besprechende Busch- und Baumsavanne.

Schießen die starren Gräser 4 bis 5 m auf, so entsteht die Hochgrassavanne. Fest umschließen die steifen, kräftigen, oft mehr als zentimeterdicken Halme den Rei-

senden und machen ein Abweichen vom gebahnten Pfade fast unmöglich. Eine und dieselbe Pennisetum-Art bildet auf weite Strecken Bestände, im indisch-malaiischen Gebiet auch Saccharum spontaneum. (Abb. 149.) Bäume, besonders aber Gesträuch sind aus der Hochgrassavanne meist ausgeschlossen. Am Boden treten in größerer Menge blühende Kräuter, zumal auch Zwiebelgewächse auf. Durch diese beiden Züge nähert sich die Hochgrassavanne der Steppe.

Abb. 149.
Saccharum spontaneum, Borneo. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Eine andre Einteilung der Savanne ergibt die Betrachtung der in ihr vorkommenden Holzgewächse; sind es Bäume, so spricht man von Baumsavanne (Engler nennt in seinen Werken über Afrika diese Form „Baumgrassteppe"); gewinnen Sträucher die Herrschaft, von Strauchsavanne (Engler: „Buschgrassteppe"). Da Afrika in hervorragendem Maße als Land der Savanne erscheint, die in diesem Erdteil auch am besten erforscht ist, so mögen sich die nächsten Schilderungen nur auf die afrikanische Savanne beziehen.

In der Strauchsavanne treten zwischen den Gräsern in größeren Abständen einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte Sträucher auf. Der Charakterstrauch ist Anona senegalensis, der sich nur in seltnen Fällen zu einem an 3 m hohen Zwergbaum mit armstarken Stamm entwickelt. Meist gelangt der Strauch, trotzdem er in

manchen Gegenden sehr häufig ist, im Landschaftsbilde wenig zur Geltung. Er schließt sich niemals zu Gruppen zusammen und geht bei Umzinglung durch dichte Hochgräser zugrunde. Häufig sind Kapparidazeen aus den Gattungen Capparis, Cadaba, Maerua, alle nur 1 bis 4 m hohe Sträucher bildend. Von Leguminosen nehmen dieselbe Wuchsform einige Acacia-Arten an, die sich unter günstigeren Bedingungen zu stattlichen Bäumen entwickeln, A. seyal, A. stenocarpa, A. tortilis; ferner Bauhinia- und Diphaca-Arten. Nicht selten sind in der Strauchsavanne Euphorbiazeen von 2 bis 4 m Höhe anzutreffen, so Phyllanthus, Bridelia, Acalypha, Flüggea. Auch einige Anakardiazeen, Celastrazeen, Sapindazeen, Rhamnazeen u. a. beteiligen sich. Einen nicht unwesentlichen Bestandteil der Strauchsavanne bilden die Arten der Thymelaeazeen-Gattung Gnidia. Verbenazeen-, Akanthazeen- und Rubiazeen-Sträucher beschließen die Liste.

Eine viel größere Mannigfaltigkeit in der physiognomischen Ausgestaltung bietet die Baumsavanne. Ihr allgemeiner Charakter wird von Hans Meyer mit folgenden Worten treffend geschildert: „Vorwiegend Gras und kleine Stauden, wenige Dornsträucher und alle 100 bis 200 Schritte ein Baum oder Busch, keine Schlinggewächse. Meist stehen die Bäume so weit auseinander, daß man nach allen Richtungen kilometerweit zwischen ihnen hindurchsehen kann (Abb. 151), seltner rücken sie näher zusammen und geben durch Aufnahme von Sträuchern der Landschaft das vielgenannte parkartige Aussehen." Als solche Parklandschaften stellen sich die Übergänge zwischen Savannenwald und Baumsavanne dar. Je nach der Art des herrschenden Baumes unterscheidet man Akazien-Savanne, Borassus-Savanne, Dumpalmen-Savanne, Adansonien-Savanne u. s. f.

Akazien, mit den charakteristischen schirmförmigen Kronen, treten, nicht selten als Gemisch mehrerer Arten, in den Savannen aller tropischen Erdteile häufig auf. In Afrika ist Acacia spirocarpa am weitesten verbreitet. Eine der prachtvollsten Arten ist A. songwensis. Aufgebrochen erscheinen ihre Blütenköpfe gelblich-weiß, in der Knospe purpurn: ein anziehender Gegensatz der Färbung. Während der Vollblüte einer solchen Savanne ist die ganze Luft mit süßem Honiggeruch erfüllt. Die Borassus-Savanne hat ihren Namen von der 15 bis 25 m hohen Borassus- oder Delebpalme, Borassus flabellifer var. aethiopica, einer Form der indischen Palmyrapalme, die durch eine sanfte Anschwellung des Stammes unterhalb der Krone ausgezeichnet ist. (Abb. 91.) Die Dumpalmensavanne wird beherrscht von der Gattung Hyphaene, deren Vertreter gewöhnlich durch die gablige Verzweigung des Stammes sofort zu erkennen sind. Abwärtsgebogen bleiben die alten, vertrockneten Blätter noch lange an ihm hängen. So tritt im nordöstlichen Afrika H. thebaica auf, weiter südwärts abgelöst von H. coriacea. (Abb. 152.) Merkwürdig ist H. Bussei mit nur unterirdisch verzweigtem Stamm. H. guineensis ist unverzweigt; ebenso H. ventricosa, die wie die Borassuspalme eine Anschwellung unter der Krone zeigt. Beide Formen der Palmensavanne scheinen an feuchteren Boden gebunden zu sein und überziehen wohl nur selten ausgedehnte Strecken. Akazien, Tamarinden, Leberwurstbäume vergesellschaften sich mit den Palmen.

Ein hervorragender Charakterbaum der afrikanischen Savanne ist der riesige Affenbrotbaum oder Baobab, in besonderem Maße ein Wahrzeichen der offnen Landschaft. Er scheint an eine gewisse Luftfeuchtigkeit gebunden zu sein. Zuweilen kommt er in einzelnen gewaltigen Exemplaren vor. (Abb. 3.) In den Küstenstrichen aber und den höher gelegnen Ebenen, wo er seine günstigsten Wachstumsbedingungen findet, gelangt er zur unbestrittnen Herrschaft und wird stellenweise so zahlreich, daß er gewissermaßen raume Bestände bildet, „wie die riesigen Eichen auf unsern Hutungen". (Abb. 153.) Pechuel-Lösche berichtet aus dem Kongogebiet, daß der gigantische Baum im Aussterben begriffen sei, da es vollständig an jungem Nachwuchs fehle. Für Ostafrika trifft das nicht zu. Bei Lembeni am Südfuß des Paregebirges habe ich die verschiedensten Altersstadien bis zum armstarken Kinde herab gefunden.

Abb. 150.
Lichtung im Strandwald der Vulkaninsel Krakatau mit Alang-Alang-Steppe.
(Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernst.)

Eine der merkwürdigsten Abwandlungen der Savanne ist die Obstgartensavanne — so müssen wir nach dem hier befolgten Sprachgebrauch folgerichtig den Hans Meyerschen Namen „Obstgartensteppe" umändern. Es gibt keinen bezeichnendern Namen für diese Formation. In wirklich lächerlicher Weise erinnert sie an eine ausgedehnte Apfelplantage, in der knorrige, 4 bis höchstens 6 m hohe Apfelbäume vorwalten. (Abb. 154.) „Die Bäume" — sagt Volkens in seiner Schilderung — „von denen keiner sich über den andern hinaushebt, die alle gleichaltrig erscheinen, sind wie von Menschenhand in regelmäßig gleiche Abstände" — man könnte fast sagen Reihen — „gepflanzt. Man geht nicht unter, sondern zwischen ihren Kronen hindurch. Höchstens brusthohe Gräser (die aber häufig auch völlig fehlen), untermischt mit niedrigen, im Wuchs meist an Johannisbeeren oder Stachelbeeren erinnernden Sträuchern bedecken vor Eintritt der höchsten Trockenheit in fast geschlossner Decke den Boden. Es ist niemals nur eine Baumart, die diese Steppe (Savanne!) bildet, sondern zum wenigsten immer ein Dutzend verschiedener, aber es herrscht doch bald diese, bald jene vor; am häufigsten die Gardenia Thunbergii, außerdem noch Combretum mit

6 bis 8 verschiednen Spezies, Stereospermum, Gymnosporia, Zizyphus, Commiphora, Faurea, Diphaca, namentlich auch Bauhinia reticulata." — Als ich bei Kahe am Kilimandjaro zum ersten mal jene apfelgartenähnliche Formation sah, wußte ich die Schilderung von Volkens zunächst nicht zu deuten. Nur zwei Commiphora-Arten setzten den weiten Bestand zusammen. Sehr selten ragte eine Akazie höher hinaus, und ganz vereinzelte unbelaubte Sterkulien erinnerten in ihrer Wuchsform und mit ihren grauen Ästen an kahlstehende Nußbäume. Volkens hat wohl zwei verschiedne, benachbarte Formationstypen vermengt, da er ohne Hilfe der

Abb. 151.
Sehr lichte Baumsavanne in Abessinien. (Aufnahme von Prof. Dr. F. Rosen.)

Photographie nur nach seinen Notizen und Sammlungen nachträglich rekonstruierte. Unterhalb Marangu fand ich am nächsten Tage dann auch seine artenreiche „Obstgartensteppe". Hier aber fehlten gerade die Kommiphoren mit ihrer charakteristischen Apfelbaumgestalt. Und doch paßt auch auf diese viel mannigfaltigere Genossenschaft der Name Obstgartensavanne, obwohl sie einen ganz andern Eindruck macht. Zumal die nicht breit auseinandergehenden Combretum-Arten mit ihrer unregelmäßigen Krone und dem zum Teil kleinen Laube erinnern hier an Obstbaumgestalten, aber viel mehr an Pflaumenbäume. Ich habe deshalb zwischen Apfelgartensavanne und Pflaumengartensavanne unterschieden.

Die Obstgartensavanne findet sich in ihrer reinen Form niemals im Flachlande, wo sie durch Akaziensavanne vertreten wird, sondern ist an den Fuß der Gebirge

gebunden; nach Volkens aus dem Grunde, weil sie ein gewisses Maß dauernder Luftfeuchtigkeit verlangt, die ihr aber weniger durch Regen als durch Nebel zuteil wird.

In Afrika nimmt die Savanne die weiteste Ausdehnung und wohl auch die mannigfaltigste Gliederung an. In ihren Grundzügen wesentlich gleichartig tritt sie aber auch im größten Teile Vorderindiens auf, sehr ausgedehnt ferner in Australien, und zwar in enger Verbindung mit dem grasigen Eukalyptus-Walde. In Südamerika finden sich große mit Holzwuchs durchsetzte Grasfluren im Gebiete der Hylaea, meist im Regenschatten, d. h. an den vom Meere abgewendeten Südhängen der Gebirge. Ein zusammenhängendes Savannengebiet stellen die Llanos dar, die sich südlich der Kordilleren von Venezuela und Kolumbien, ferner durch Guayana und Ekuador erstrecken. Auch die weiten Campos Südbrasiliens tragen Savannencharakter.

2. Die Steppen.

Typische Steppen nehmen in den subtropischen Ländern weite Ausdehnung an, treten in den eigentlichen Tropen hinter den Savannen aber bedeutend zurück. Von dem großen zentralasiatischen Steppengebiet zieht sich ein nicht zusammenhängender Streifen durch Vorderasien und Arabien bis nach Nubien und der Somalihalbinsel. In einem schmalen Gürtel durchquert er südlich der Sahara ganz Afrika, an günstigen Stellen bis weit in die Wüste eindringend. Südwärts setzt er sich durch Britisch-Ostafrika fort, um sich in der deutschen ostafrikanischen Kolonie in größere Flecke aufzulösen, die besonders in ihrem nordöstlichen Teile liegen, ferner um den Viktoriasee herum, am Ostufer des Tanganikasees, und am Nordende des Niassasees. Von neuem treten Steppen in Südafrika auf. In Indien und im malaiischen Gebiet findet sich reines Grasland nur ganz örtlich beschränkt. Anders dagegen in Australien, wo sich in Queensland und Neusüdwales jene ungeheuren Grasebnen öffnen, die die berühmte Viehzucht jener Gebiete begründen. Ein schmaler Bogen setzt sie nordwärts im Innern fort und erreicht an der Nordostseite des Erdteils die See. „In Amerika wiederholen die Prärien des Nordens und die Pampas des Südens das Bild der Steppe in mancherlei Wandlungen.“ In Brasilien kommt reines Grasland als Einsprengung in den Savannen zur Entwicklung.

Die Grassteppe schildert Schinz sehr anschaulich aus Groß-Namaland, wo sie hauptsächlich aus Aristida-Arten besteht. „Ich wüßte nichts Schöneres als eine solche Grasflur. Kühl weht vom Westen der Seewind herüber. Kosend überfährt er die silberglänzenden langen Federschweife (Abb. 150) der Aristida. Sich langsam neigend, folgen diese der Richtung des Windes und nun erglänzt die wogende Fläche wie eitel Silber. Und erst im Frühjahr! Noch ist die Grasnarbe kaum spannenhoch, fast über Nacht strecken sich aber die saftigen grünen Halme zur doppelten Höhe. Rechts und links, wohin wir nur unser Auge richten, ist alles in Blüte: aus dem Winterschlaf erwachte, brennend rote Haemanthus; gewaltige Dolden bis zu $^1/_2$ m Durchmesser der verschiedensten Brunswigia-, Buphane- und Ammocharis-Arten (alles Amaryllidazeen), krautige Akanthazeen und Skrophulariazeen und wie sie alle heißen, die vergänglichen Kinder des Frühjahrs! Bei näherer Betrachtung verliert die Aristidasteppe allerdings manche ihrer Reize. Wir überzeugen uns dann, daß

die einzelnen Stöcke nicht dicht zusammenschließen, sondern durch handbreite Maschen kahlen Sandes von einander getrennt sind. Tief bohren sich die spitzen Früchtchen der Aristida in die Kleider bis auf die Haut ein und erzeugen das Gefühl, als ob man fortwährend mit tausenden von Nadeln gepeinigt würde, das nur noch überboten wird von der lästigen Zudringlichkeit der raffiniert mit Widerhäkchen-besetzten Borsten der Infloreszenzen von Setaria verticillata, eines andern Grases . . ."

Als Steppe, und zwar als Heidesteppe, bezeichnet man häufig auch eine Formation, in der die Gräser ganz an Bedeutung verlieren. Besser ist hier der Name „Trift" angebracht. Sie erreicht im südlicheren Teil von Südafrika, in der Karroo, große Ausdehnung. „Die unsrer Heide ähnlichen Karroosteppen sind ausgezeichnet durch das Zurücktreten der Gräser und fast völlige Fehlen von Bäumen. Nur an Flußläufen und in feuchten Niederungen treten Grasflächen lokal und Acacia horrida in Büschen und Bäumen auf. Niedrige Büsche und Halbsträucher überwiegen und stehen mehr oder weniger zerstreut über das Feld hingesät. Sukkulente Gewächse, wie die Gattung Mesembryanthemum, sind sehr reichlich entwickelt: ca. 30% aller Blütenpflanzen. Meist stehen die Büsche kahl, gelb, tot, und die Landschaft ähnelt unsern Heidekrautebnen und Moorflächen im Herbst; aber die Regen zaubern mit überraschender Schnelligkeit einen herrlichen Blütenflor hervor. Millionen blühender Kräuter schießen dann auf, um bald wieder zu verdorren." Unter ihnen sind Kompositen besonders reich vertreten.

Abb. 152.
Dumpalmen-Savanne (Hyphaene coriacea) in Ostafrika.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Mit diesen beiden Typen ist die Mannigfaltigkeit der Steppenbildungen nicht erschöpft. Das Sandfeld der Kalahari z. B., das durchaus keine Wüste darstellt, bietet reiche Abwechslung. Selbst Bäume und Sträucher treten hier unter günstigen Wasserverhältnissen, aber auch mitten in der trocknen Steppe auf und schließen nicht selten sogar zu kleinen Gehölzen zusammen. Sie dürften nach unsrer Begriffsbestimmung in der Steppe ja eigentlich nicht vorkommen. Aber die Steppe ist auf große Ausdehnung hin nicht immer rein ausgeprägt und wird durch örtliche Abweichungen, zumal der Bodenverhältnisse, verändert, wie überhaupt Übergänge zwischen allen xerophilen Formationen häufig sind.

c) Die Wüsten.

Wenn es auch schwer ist, ohne eigne Anschauung, nur aus gedruckten Schilderungen eine zureichende Vorstellung von der Wüste aufzubauen, so lassen sich doch einige seit Jahrzehnten bekämpfte, in weiten Kreisen aber stets von neuem aufschießende Irrtümer berichtigen. Öde und tot erscheint die Wüste, mit Ausnahme der Oasen, überall. Ein unabsehbares, sonnendurchglühtes Sandmeer, das zu Zeiten von furchtbaren Cyklonen durchbraust wird, und die bleichen Gebeine verschmachteter Tiere und Menschen gehören auch zum Begriff der Wüste, aber sie erschöpfen ihn

Abb. 153.
Bestand von Affenbrotbäumen (Ostafrika). (Aufnahme von Dr. H. Kochan.)

nicht. In der Sahara z. B., mit deren Namen wir vorzüglich die Vorstellung der Wüste verbinden, tritt nach der Schilderung Nachtigals Sand gegen felsigen und gegen harten Kiesboden in den Hintergrund. Weite Strecken sind auch mit scharfen oder abgeschliffnen Steinbrocken verschiedenster Größe bedeckt. In der Küstenwüste unsres südwestafrikanischen Schutzgebietes freilich bieten die gewaltigen, lästigen Wanderdünen losen Flugsandes ein eintöniges Bild. In andern Wüstengebieten aber ist die Gestaltung des Bodens von wechselnder Mannigfaltigkeit. So schildert Volkens den Charakter der ägyptisch-arabischen Wüste folgendermaßen: „Terrassenartig vom Niltal emporsteigend, zeigt sie sich uns als ein chaotisches Gewirr von Bergen und Felsmassen, von tief eingeschnittnen Schluchten und Tälern, den Wadis, die einem

vielfach verzweigten Stromnetz vergleichbar, sich spaltend und wieder vereinigend, überall seitliche Ausläufer bildend, der Landschaft den Stempel einer wilden Zerrissenheit aufdrücken."

Als Mutterboden für den Pflanzenwuchs kommen in der Wüste nur die Zersetzungsprodukte der Gesteine in Betracht; Humus findet sich nirgends. Schon daraus läßt sich folgern, daß die Stellen mit anstehendem oder grob zersprengtem Gestein auf große Strecken hin vegetationslos sind. Günstigere Ansiedlungsbedingungen gewähren die Sanddünen, soweit sie gegen Fortführung durch den Wind geschützt sind. Die Wüste ist das konträre Gegenteil des immergrünen Regenwaldes. Herrscht in diesem der Kampf der Pflanzen *um* den Raum, so haben die Wüstengewächse einen Kampf *gegen* den Raum zu führen, gegen den unbewohnbaren Raum. Die einzelnen Individuen stehen in mehr oder minder großen Abständen von einander, in Abständen, die ausgefüllt werden von Fels oder Geröll, von Flugsand oder Salzablagerungen. Jedes Samenkorn hat sich nicht der Konkurrenz der andern zu erwehren, sondern der Lebensfeindlichkeit der anorganischen Natur. „Die geringste Pflanze in der Wüste — sagt *Grisebach* — erscheint wie ein Sieg des Schaffens über zerstörende Kräfte."

Ihren Ausgangspunkt kann die Wüste von den verschiedensten xerophilen Formationen nehmen, als deren verarmtestes Endglied sie immer dasteht: von der Savanne und Steppe, ganz besonders aber vom sukkulenten Dornbusch und der Trift. Halbwüste Übergangsformationen treten nicht selten als Zwischenglieder ein. Für diese Verarmung sind außer den Bodenverhältnissen hauptsächlich geringe Menge und Unzuverlässigkeit der Niederschläge verantwortlich zu machen. Im allgemeinen rechnet man die Gebiete mit durchschnittlich weniger als 25 cm jährlichen Niederschlags zu den Wüsten. Abgesehen von gewissen Küstenstrecken herrscht in ihnen große Lufttrockenheit. Bemerkenswert sind auch die außerordentlich weiten Schwankungen der Tagestemperatur.

Die ältere Gliederung des Pflanzenwuchses der Wüste in Grundwasservegetation und Regenvegetation hat sich nicht als stichhaltig erwiesen. Durch die früher schon ausführlicher dargestellten Untersuchungen *Fittings* (S. 282) ist erwiesen worden, daß es ausdauernde Wüstenpflanzen gibt, die nicht an Grundwasser gebunden sind, sondern vermöge einer hohen osmotischen Anziehungskraft ihrer Gewebe auch den trocknen oberirdischen Bodenschichten Feuchtigkeit entnehmen können. Allerdings ist diese Vegetation in ihrer äußren Erscheinung recht dürftig; ein verhältnismäßig reiches Pflanzenleben entwickelt sich in der Wüste nur über Grundwasser, das die Gewächse durch ihre langen Wurzeln erreichen. In dem nordafrikanischen Wüstengebiet haben die *Wadis* und die *Oasen* so günstigen Grundwasserstand aufzuweisen.

Die trocknen Stromrinnen der Wadis führen in der kurzen Regenzeit — denn absolut regenlos ist auch die Wüste nicht — in ihren manchmal erheblichen Wassermassen die feinsten Zersetzungsprodukte mit sich, die sie beim Austrocknen ablagern. An den Rändern der Wadis bietet ein fortlaufender Wall aufgetürmten Flug- und Schwemmsandes der Vegetation so günstige Ansiedlungsbedingungen, daß die Individuen sich zu einer Art Hecke zusammenschließen. Diese auf der flachen Sohle und an den Rändern der Wadis angesiedelten Pflanzen stellen einen besonderen ökologischen und physiognomischen Typus dar. Es sind ausdauernde Gewächse, die auch in der

Wüste am Suezkanal mit Artemisia-Büschen

(Nach einer Aufnahme von Dr. Kochan)

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

langen, heißen und dürren Periode ihre oberirdischen Organe, nämlich die Blätter, wohl einschränken, aber nicht völlig einziehen. Denn die Wadis führen, auch wenn ihr oberirdisches Bett längst ausgetrocknet ist, meist in der Tiefe einen Wasserstrom, der in vielen Fällen das ganze Jahr über vorhält.

In ihrer physiognomischen Wirkung passen diese Pflanzen vorzüglich in den Rahmen der Wüste hinein; ihr Anblick hat etwas Starres, Totes. Die meisten stellen nur niedrige, halbmannshohe, selten mannshohe Büsche dar (vergl. die Taf.); zeigt sich einmal ein höherer Baum, eine Akazie oder Tamariske, so ragt er wie ein Markstein über die Umgebung hervor. Durch die meisten Büsche geht ein gemeinsamer Zug: sie

Abb. 154.
Obstgartensavanne am Fuß des Kilimandjaro. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

bemühen sich, die Vegetationsorgane möglichst in ein Haufwerk zusammenzudrängen und gewinnen dadurch rundliche Umrißformen. Ist dabei die Zweigbildung reich und dicht, so kommen Pflanzenformen zustande, die, namentlich von weitem, wie mit der Gartenschere beschnitten erscheinen. Schon infolge dieses Verhaltens rufen fast alle buschbildenden Pflanzen den Eindruck des Bizarren hervor. Durch zwei Umstände wird dieser noch gesteigert. Erstens treten uns an den Vegetationsorganen fast durchgehends statt der gewohnten grünen fahle, grauweißliche, durch Wachs oder Haarbekleidung hervorgerufne Farbentöne entgegen, die mit der Umgebung wohl vortrefflich harmonieren, aber nicht im geringsten deren starre Öde mildern. Zweitens wirkt im gleichen Sinne die mehr oder minder ausgesprochne Blattlosigkeit vieler Gewächse und die dafür eintretende reichliche Ausbildung von Dornen. Sie läßt uns — nach Volkens Ausdruck, dem diese ganze Schilderung entnommen ist — die Mehrzahl der im Sommer ausdauernden Vertreter der Wüstenflora wie Proletarier erscheinen, die sich struppig und trotzig durchs Leben schlagen.

APR 6 1913

Ein besondrer Strauchtypus tritt uns auf Wanderdünen entgegen, die sonst jeden Pflanzenwuchses bar sind. Spielend baut, z. B. in der Dünenzone von Südwestafrika, der Wind diese kahlen Sandhügel auf und ab, in tollem Tanze ganze Wolken von Sand emporwirbelnd und wieder ablagernd. Und doch hat auch der Sturm hier einen Meister gefunden, einen düstern Strauch mit rutenförmigen Zweigen und gelb-grünen, lederdicken Blättern, Ectadium virgatum aus der Familie der Apocynazeen. Ihm kann der Wind mit seiner Zerstörungswut nichts anhaben: willig beugt er sein Haupt, wenn der Orkan dahinbraust; aber schon im nächsten Augenblick erheben sich die dünnen, biegsamen Zweige, ohne Schaden genommen zu haben. Wo sie vom Sande verschüttet wurden, wachsen sie bald nach, bis sie die Oberfläche wieder erreichen.

Abb. 155.
Halbwüste bei Tehuatan (Mexiko) mit Pilocereus fulviceps, im Vordergrunde Hechtia. (Aufnahme von Geheimrat Prof. Dr. H. Schenck.)

Neben Strauch- und Buschbildungen gewahrt man am häufigsten niederliegende, flach auf dem Boden ausgebreitete Pflanzen; und zwar kriechen entweder von einem Punkte aus einzelne Zweige ohne sonderliche Nebenäste lang an der Erde hin, oder sie bedecken in reichgegliederter Verzweigung schirm- oder tellerförmig eine mehr oder minder große Fläche. Seltne und darum auffällige Erscheinungen sind einmal windende Gewächse, dann solche, die sich eines reicheren und ausdauernden Schmuckes größerer Blätter erfreuen.

Die meisten dieser ausdauernden Gewächse sind nur zur Zeit der Frühlingsregen belaubt und mit Blüten bedeckt.

Für eine andre Gruppe aber bilden die Frühlingsregen die einzige Grundlage der Existenz überhaupt. Durch den Eintritt dieser Regen werden sie hervorgezaubert und mit ihrem baldigen Ende welken sie dahin. Volkens nennt deshalb nach dem Vorgange von Nachtigal diese Pflanzen mit Recht Ephemere. Innerhalb der ein bis zwei Monate, welche die schwache Regenzeit anhält, durchlaufen sie ihre ganze Entwicklung von der Keimung bis zur Fruchtreife, mit der sie völlig absterben. Und ihre Zahl ist durchaus nicht klein; im Gegenteil wiegen die Ephemeren, nach Individuen- und Artzahl, bei weitem vor. In ihrer Bedeutung für den allgemeinen Vegetationscharakter freilich treten sie ganz in den Hintergrund, nicht nur wegen ihrer kurzen Lebensdauer, sondern hauptsächlich wegen ihrer Kleinheit, da ihre Größe selten Handhöhe übertrifft, gewöhnlich sogar nur wenige Zentimeter erreicht. Wo, wie in der südwestafrikanischen Wüste, der Namib, fast das ganze Jahr über nächtliche Nebel und Tau den Boden befeuchten und die Vegetation netzen, können die Ephemeren vollständig fehlen.

Während die Ephemeren also jährlich aus den schnell gereiften Samen mit der Befeuchtung durch die ersten Regen aufs neue keimen, gibt es eine Anzahl von Zwiebelgewächsen und knolligen Dikotylen, die in der Trockenzeit von der Oberfläche zwar verschwinden aber unterirdisch ausdauern. Sie bilden einen Übergangstypus von den oberirdisch Ausdauernden zu den Ephemeren.

Eine letzte Gruppe endlich vermag die Trockenheit eine Zeit lang zu ertragen, da sie in den mehr oder minder fleischigen Blättern Wasserspeicher besitzen, deren Erschöpfung aber auch ihr Lebensende bezeichnet.

Bevorzugte Vegetationsinseln im Sandmeer sind die Oasen, die in Depressionen der Wüste über größeren Grundwassersammlungen aufsprießen. Ihre Charakterpflanze ist die Dattelpalme, Phoenix dactylifera, nach Griesebach der einzige in der Sahara einheimische Baum; eine Ansicht, die aber wohl bestritten werden muß. Näher interessiert uns das Vegetationsbild der Oasen nicht, da die durch künstliche Bewässrung erhaltnen Obst- und Gemüsepflanzen nichts von Ursprünglichkeit besitzen.

Bekanntlich sind große Teile der subtropischen Erdgürtel wüstenartig; in weiter Ausdehnung fallen diese Gebiete auch noch zwischen die von uns als Tropengrenze angenommenen 20° Jahresisothermen. Das weiteste Wüstengebiet stellt die Sahara dar, in der außer den Oasen nur einige höhere Gebirgsstöcke üppigere Vegetation tragen. Im Süden geht sie in die weiten Steppen und Savannen des Sudan allmählich über. Wüste ist ferner ganz Nord- und Südostarabien. Auch Indien hat im Nordwesten ein äußerst regenarmes Gebiet aufzuweisen, die Wüste Thar. Als Wüste oder mindestens Halbwüste muß man auch das zentrale Plateau von Mexiko mit seiner Sukkulentenvegetation (Abb. 67 u. 155) stellenweise bezeichnen.

Das größte wüstenartige Gebiet an der Südgrenze der Tropen dehnt sich in Australien aus. Doch macht man sich über seinen Charakter meist falsche Vorstellungen. Gänzlich vegetationslose Strecken von größerem Umfange gibt es in Australien überhaupt nicht. Wir haben also auch hier eher von einer Halbwüste zu sprechen. Dagegen tritt an der westlichen Küste Südafrikas eine Strecke mit ausgesprochnem Wüsten-

charakter auf, die Namib, die sich in einer Breite von 60 bis 80 km vom südlichen Benguella bis über den Oranjefluß hinzieht. Sie stellt, abgesehen von dem schmalen Küstenvorland, eine gewaltige trockne Flugsandzone mit wandernden Dünen dar. Ein der Lage nach entsprechendes Wüstengebiet findet sich im westlichen Südamerika, in Nordchile, wieder. Doch fallen diese beiden letzten nach unsrer Abgrenzung nicht mehr in die Tropenzone.

d) Die alpinen Pflanzenformationen der Tropen.

Die Pflanzengenossenschaften der alpinen Regionen ließen sich wohl unter die bisher besprochenen Formationen einreihen; über der Waldgrenze treten hauptsächlich Wiesen und Steppen auf, ferner heideartige Vegetation und endlich als Abschluß nach oben Wüste. Da sie aber bunt durcheinander vorkommen und auch mannigfache Eigenheiten zeigen, so sollen sie im Zusammenhang geschildert werden.

Abb. 156.
Grenze des Bergwaldes am Kilimandjaro.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Der Bergwald setzt sich häufig mit stattlichen Bäumen plötzlich gegen die alpine Grasregion ab, nur an geschützten Stellen zungenförmig in sie eindringend. (Abb. 157.) Nicht selten aber schiebt sich eine Art Krummholzregion ein, mit dem charakteristischen, niederliegenden, schlangenartigen Wuchs der Zweige. Das Laub tritt im Verhältnis zur Masse des Holzes sehr zurück, steht dicht gedrängt und ist meist klein und ledrig oder sonstwie xerophil gebildet. Araliazeen, Myrsinazeen, Thymeläazeen, vor allem aber Erikazeen (Rhododendron, Vaccinium) und Hypericum-Arten, auch tropische Eichen, und Koniferen wie Podocarpus und Dacrydium setzen dieses Krummholz zusammen. Statt seiner hat man auf Celebes und Sumatra ausgedehnte, niedrige Pandanus-Bestände gefunden. Strauchwerk von noch mehr heideartigem Gepräge schließt sich nach oben hin an das Krummholz an oder tritt sofort über dem Bergwald auf. Vom Kilimandjaro habe ich diese Vegetation folgendermaßen geschildert: „Bis fast zu 4000 m mußten wir die Erikaregion durchschreiten. Die Baumform dieser Gewächse wird bald immer krüppliger; schließlich stellen sie nur noch

kleine Büsche dar. Aber — wie Volkens sagt — gleichsam um sich dafür zu entschädigen, daß sie der Ungunst des Klimas wegen keinen hohen Holzstamm mehr bilden können, entwickeln sie am Boden einen klotzigen Stubben, aus dem die Sprosse manneshoch wie Lodenwuchs emporschießen. (Abb. 74.) Bald treten sie so zu mehr oder weniger reinen Beständen zusammen, bald sind sie vereinzelter zwischen bultenartig wachsende Gräser eingesprengt, ebenso wie diese größere und kleinere Steinblöcke verbergend. An der unteren Grenze dieser Region ist die Grasflur, an der oberen das

Abb. 167.
Waldgrenze am Kilimandjaro mit zungenförmigen Ausläufern. (Aufnahme von Dr. Lohmeyer.)

Erikagebüsch zusammenhängender. Übrigens ist es nicht die an der Waldgrenze noch baumförmige, später immer niedriger werdende Erica arborea allein, die diese Formation bildet. Im Gegenteil tritt die nahe verwandte Ericinella Mannii durchaus in den Vordergrund. Hinzu gesellt sich noch eine dritte, niedrigere Erikazee, Blaeria Meyeri Johannis. Schon von weitem hebt sich aus dem Gemisch ein andrer manneshoher Strauch ab, durch seine in dieser Umgebung groß erscheinenden ovalen, ledrigen Blätter und noch mehr durch die großen weißen Blütenköpfe, Protea kilimandscharica. Als sehr charakteristisch ist ferner nicht zu übersehen eine ginsterartige, gelb blühende Leguminose, Adenocarpus Mannii, das großblütige Hypericum kiboense und Myrsine africana. Überall im Grase und zwischen den Erikabüschen erfreuen gelbe, weiße und rote Immortellen (Helichrysum) das Auge" (vergl. die farbige Tafel). Zuweilen zeigen sich auch bei größerer Höhe in dieser Heideformation noch wirkliche Baumgestalten, wie z. B. am Kamerunberg die Erikazee Agauria mit den vom ständig wehenden kalten Winde völlig einseitig gestalteten, überhängenden Kronen.

Wie schon eben erwähnt, tritt stellenweise, oft ausgedehnt, reine Grasflur, aus

bultenartigen Stöcken gebildet, auf: die alpine Steppe. Wie auch in der Niedrungssteppe, mischen sich zahlreiche staudenartige Gewächse, besonders auch Knollen- und Zwiebelpflanzen ein, Leguminosen und Kompositen, Liliazeen, Amaryllidazeen und Orchideen. In den Hochgebirgen des tropischen Amerikas wird dieser Gegensatz zwischen alpiner Heide und reiner Grassteppe deutlich zwischen den feuchten, nebligen venezolanischen Paramos und den trocknen Punas von Bolivien und Peru. Während dort außer den hohen Kompositen-Schopfbäumen, dem „Frailejon" (Abb. 158), zahl-

Abb. 158.
Culcitium spec. in den Paramos von Venezuela. (Nach einer Zeichnung von R. Öffinger.)

reiche Sträucher mit kleinen, derben Blättern, hauptsächlich Melastomatazeen, Myrtazeen und Kompositen sich finden, wird in den Punas die Landschaft vorwiegend von einem Büschel-Grase beherrscht, nimmt auf weite Strecken sogar wüstenartigen Charakter an.

Wiesenartige Formationen stellen sich ein auf ebneren Terrainstufen, wo etwas mehr Feuchtigkeit stehen bleiben kann. Aber auch in ihnen verschwindet der Bultenwuchs der Gräser nicht ganz; eine so rasige Grasnarbe wie auf unsern Wiesen kommt nicht zustande. Viel Ähnlichkeit mit diesen haben die tropischen Alpenwiesen aber durch ihre kräftige, hohe Staudenvegetation, der noch dazu Gattungen angehören, die im gemäßigten Klima ihre Hauptentwicklung haben, wie Thesium, Silene, Cerastium, Anemone, Ranunculus, Geranium, Pimpinella, Peucedanum, Swertia, Scabiosa, Crepis, Carduus. Solche borealen Typen wachsen vor allem auch auf den Quellmatten der Gletscherbäche bei einander.

An trocknen Standorten, in Felsspalten, auf Geröll sind xerophile Farne vertreten, von denen die merkwürdigsten, Cheilanthes- und Jamesonia-Arten, die in den Anden bis an die Grenze des ewigen Schnees aufsteigen, schon geschildert wurden. (S. 405 u. 405.)

Zu den merkwürdigsten Gewächsen der tropischen Alpenregion gehören die mächtigen dikotylen Schopfpflanzen, Lobelien und Kompositen; in Afrika einige Senecio-Arten, auf den Anden Vertreter der Gattungen Espeletia und Culcitium, in der alpinen Region Inner-Brasiliens Vellozia-Arten, jenen in der Wuchsform zum Verwechseln ähnlich. Hauptsächlich treten sie in den heideartigen Beständen auf, die Lobelien gern auf Wiesenland; sie gehen aber bis in den Bergwald hinab, dem die meisten Arten der letzten Gattung ausschließlich angehören. (Abb. 75, 77, 107, 158, vergl. auch Tafel).

Durchschnittlich bei 4000 m hört in den tropischen Gebirgen die zusammenhängende Pflanzendecke auf. „Von 4200 m an — schreibt Volkens über den Kilimandjaro — gehören oft schon ein oder mehrere Schritte dazu, um uns von einem einzelnen kaum handhohen Grasbüschel zu anderen blütenerzeugenden Vertretern des Gewächsreiches zu bringen, denn wie winzige Tupfen nur sind sie über die steinigen oder sandigen Flächen hingestreut. Bei 4500 m endlich haben wir auch die letzten Vorposten erreicht, alle vereinzelt im Schutz von Steinen kleine Polster bildend", zwei Gräser, einige Korbblütler und die auch in unseren Gebirgen häufige Arabis albida. Darüber hinaus herrschen, soweit trockne Stellen in Frage kommen, nur noch Moose und Flechten, letzte, wie überall im Hochgebirge, Felswände und freistehende Blöcke mit weißen, braunen, schwarzen, vor allem roten Farben überziehend.

Aus dieser Schilderung erhellt, daß die Vegetation der tropischen Hochgebirge stark xerophile Ausbildung zeigt. Nicht merkwürdig ist das an dem trocknen Westabhang der Kordilleren von Peru und Bolivien. Doch tritt dieser Zug deutlich auch dort hervor, wo Regen und Nebel nicht selten sind und Wiesen- und Moorflächen sich ausbreiten, von Wassermangel also nicht die Rede sein kann. Daß es aber nicht allein auf die Menge des zugebote stehenden Wassers ankommt, hatten wir schon bei den Formationen des Meeresstandes gesehen und können wir jederzeit bei uns auf Hochmooren beobachten. Es kommen noch Nebenumstände in Betracht. Wie Salzgehalt und Humussäure (?) den Wurzeln der Pflanzen die Wasseraufnahme erschweren, so auch Temperaturerniedrigung, wie schon Sachs gezeigt hat: Pflanzen können auch in einem wasserreichen Boden welken, wenn er kalt und wenn der Transpirationsverlust groß ist. Auf eine kräftige Verdunstung wirken alle klimatischen Umstände des Hochgebirges hin: die Dünnigkeit der Luft, in der die starke Sonnenstrahlung und die scharfen, trocknen Winde noch stärker zur Geltung kommen. Daß auch die Wasseraufnahme durch die niedrige Bodentemperatur erschwert wird, liegt auf der Hand. Des Nachts kühlt sich bei der klaren Atmosphäre die Temperatur so sehr ab, daß häufig der Gefrierpunkt erreicht wird. Der erwärmende Einfluß der Sonne aber ist auf kurze Zeit beschränkt, da schon in den Vormittagsstunden Wolken und dichte Nebel zu erscheinen pflegen. Das Wasser ist in diesen Regionen ja meist auch eiskalt. Dabei scheinen die oberen Bodenschichten wärmer zu sein als die tieferen, die ständig von den kalten Schmelzwässern durchsickert werden. Durch diese Annahme erklärt sich Weber-

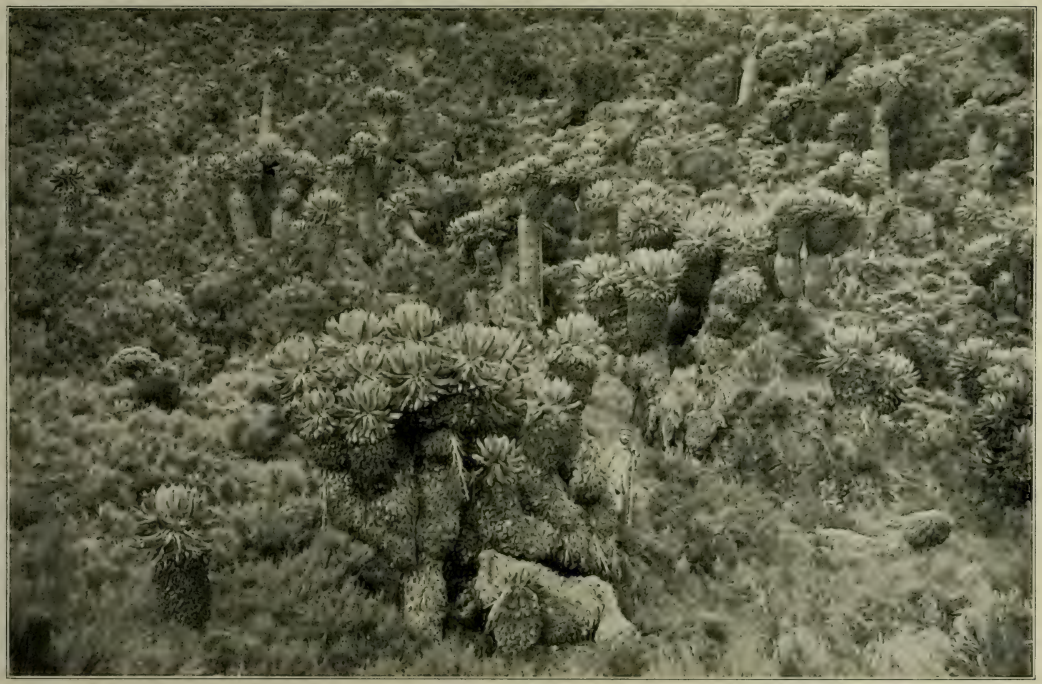
bauer das häufige Vorkommen von wagerecht wachsenden Wurzeln bei der Vegetation der Hochanden Perus. Ephedra americana, ein kleiner niederliegender Strauch, entwickelt Horizontalwurzeln von mehr als 4 m Länge.

Gar nicht in den Kreis dieser xerophilen Hochgebirgspflanzen hineinzupassen scheinen einzelne Baumlobelien, z. B. Lobelia rhynchopetalum in Abessinien, die „Djibarra" der Eingebornen, die streng auf die alpine Region beschränkt ist. (Abb. 107). Ihre großen Blätter, die, wenigstens in älteren Stadien, durch Behaarung so gut wie gar nicht geschützt werden, sind ganz krautig ausgebildet und mit zahlreichen über beide Seiten verteilten Spaltöffnungen versehen. Rosen hat aber den Nachweis geführt, daß der Stamm der Pflanze als ausgiebiger Wasserspeicher dient, aus dem eine außergewöhnlich große Masse von Leitungsbahnen zu den Blättern führt. „Wir haben in Lobelia rhynchopetalum eine Art vor uns, die an Orten, welche sonst nur Xerophyten ihre Lebensbedingungen gewähren, eine große und lebhaft transpirierende Laubmasse tragen kann, weil sie für deren bedeutenden Wasserbedarf im eignen Körper genügende Reserven führt, — eine Pflanze also, die in ihrem Laub hygrophil, in ihrem Stamm xerophil ist." — Die baumförmigen Kompositen sind im Gegensatz dazu ziemlich dickblättrig und mehr oder weniger graufilzig.

e) Die Vegetation des Strandsandes.

An den Flußmündungen und Lagunen tropischer Küsten hatten wir eine waldartige Strandformation angetroffen, die Mangrove. Wo die Küste felsig ist, etwa, wie so häufig, von Korallenkalkklippen gebildet wird, trägt sie gewöhnlich eine Buschvegetation xerophilen Charakters, die in den meisten Fällen wohl den Dorngehölzen nahe steht und Sukkulenten beherbergt. Eine physiognomisch ganz eigenartige Formation tritt auf dem flachen Sandstrand und seinen Dünen auf. Von allen tropischen Pflanzenformationen hat sie wohl die weiteste Verbreitung; Schencks schöne Bilder aus Brasilien machen denselben Eindruck wie unsre von Ernst im malaiischen Archipel aufgenommene Photographie. (Abb. 159). Nach der überall in ihr vorkommenden und in ihrer Lebensweise für sie charakteristischen Ipomoea pes caprae, einer Convolvulazee, hat sie Schimper als Pescapraeformation bezeichnet.

Wuchs und Lebensweise ihrer Vertreter hängen hauptsächlich von zwei Außenbedingungen ab: dem beweglichen Sande, in dem sie wachsen, und der infolge des Salzgehalts physiologischen Trockenheit dieses Bodens. Immer und immer wieder werden die Sprosse dieser Pflanzen vom Sande bedeckt und müssen bestrebt sein, sich wieder ans Tageslicht zu strecken. Sie bilden deshalb meist mehrere Meter lange Ausläufer, die, an den Knoten wurzelnd, auf dem Sande hinkriechen, gewöhnlich aber bald von ihm verschüttet werden. Netzförmig vielfach über einanderlaufend bedecken so die Gewächse dieser Formation den lockren Boden und tragen viel zu seiner Befestigung bei. Nur finger- oder handlange Kurztriebe, an denen auch die Blüten erscheinen, steigen von den Knoten senkrecht auf, in langen Zeilen stehend, die um so merkwürdiger aussehen, wenn der kriechende Hauptsproß vom Sande verdeckt ist.



Senecio Johnstoni am Kilimandjaro

(Nach einer Aufnahme von Dr. Kochan)

KOSMOS
GESELLSCHAFT
DER NATURFREUNDE
STUTTGART

Außer Ipomoea pes caprae ist noch Ipomoea carnosa weit verbreitet. Im malaiischen Gebiet werden sie häufig von der Fetischbohne, Canavalia, vertreten. In Kamerun fand ich die Cyperazee Remirea maritima, das queckenähnliche Gras Stenotaphrum dimidiatum, die Amarantazee Alternanthera maritima, Hydrocotyle im Strandsande wachsend. Dieselben oder nahe verwandte Formen treten an allen sandigen Küsten der Tropen auf. Besonders erwähnenswert ist vom asiatischen Strande noch ein blaugrünes Gras, Spinifex squarrosus, das ähnliche unterirdische Rhizome entwickelt wie der Helm bei uns. Besondre Aufmerksamkeit hat es von jeher erregt durch die nahezu kopfgroßen, hauptsächlich aus steifen Borsten bestehenden, vollkommen kugligen Fruchtstände, die zur Zeit der Reife von den trocknen Stengeln abbrechen, ein Spiel der Winde auf der ebnen Sandfläche werden und dabei die Früchte ausstreuen. Ein ähnliches Verhalten finden wir ja öfters bei Gewächsen ganz offner Formationen; man nennt sie „Steppenhexen" oder „Steppenroller". Zu den bekanntesten gehört Odontospermum pygmaeum, die Rose von Jericho.

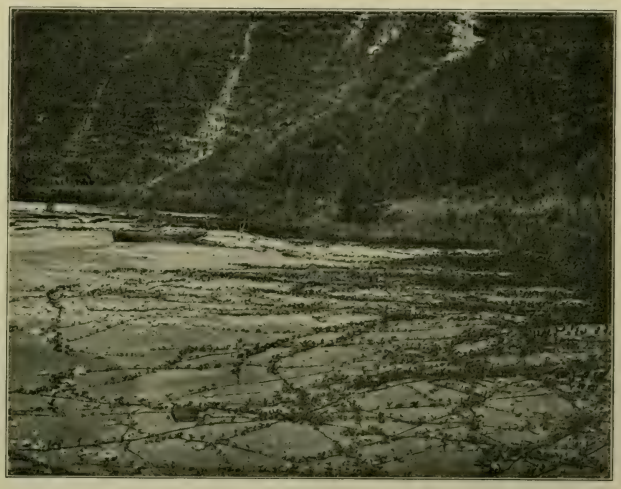


Abb. 159.
Pescaprae-Formation auf der Vulkaninsel Krakatau.
(Aufnahme von Prof. Dr. A. Ernst.)

Aber auch Rosettenbildner, wie wir sie schon aus der Wüste kennen gelernt haben und auch bei uns am Strande finden, bewohnen den tropischen Sandstrand. Von einer Pfahlwurzel entspringen zahlreiche Seitenstrahlen, die sich, ohne Wurzeln zu schlagen, radienförmig auf dem Sande ausbreiten. Euphorbia-, Heliotropium-, Portulaca-Arten und andre zeigen dieses Verhalten.

Die Vegetationsorgane aller genannten Strandpflanzen sind merklich xerophil ausgebildet; denn der Salzgehalt des Bodens erschwert die Wasserversorgung der Gewächse und der Wind erhöht die Verdunstung: bei allen finden sich fleischige oder eingerollte Blätter, oft noch von einem graugrünen Wachsüberzug bedeckt. Spinifex squarrosus entwickelt in seinen Blättern ein mächtiges Wassergewebe.

Durch ihr sandbindendes Wachstum bereiten die Strandpflanzen den Boden

für andre, aufrechte Gewächse vor. An geschützteren oder befestigten Stellen erscheinen sie selbst, besonders Ipomoea pes caprae, zunächst in größerer Üppigkeit und nehmen auch anwandernde Binnenlandpflanzen zwischen sich auf.

f) Die tropische Wasser- und Sumpfvegetation.

Als Schluß der natürlichen tropischen Pflanzengenossenschaften mögen unter dieser gemeinsamen Bezeichnung noch einige Vegetationstypen geschildert werden, die zwar nur örtlich begrenzt auftreten, für die Physiognomie der Landschaft meist aber sehr bedeutungsvoll sind.

Einen besondern Charakter trägt die Vegetation der gewaltigen tropischen Flüsse, deren Mündung sich schon meilenweit draußen auf dem Meere kundgibt, zumal zur Regenzeit, wenn das braune, schlammige Wasser von den klaren blauen oder grünen Fluten der See unschön absticht und oft mächtige Baumstämme oder ganze inselartige Bodenmassen mit sich führt. Wenn man bedenkt, daß besonders in bergigen Gegenden die gewaltigen Regengüsse in wenigen Tagen, ja Stunden, die Flußbetten bis zum Überlaufen mit rasenden Wassern füllen, so ist es verständlich, daß die häufig flach wurzelnden Urwaldriesen wie leichte Scheite mitgerissen werden. Zur Trockenzeit, wenn der Fluß auf seinen Tiefstand sinkt, liegen sie dann kreuz und quer durcheinander und sperren die Durchfahrt. (Abb. 160). Weiter als 100 Meter bin ich in Borneo zuweilen mit den leichten dajakischen Booten über die entrindeten, glatten, durch Wasser und Sand oft wundervoll skulpturierten Stämme geschoben worden.

Wie wir gesehen haben, treten die Niederschläge der Regenperiode in zeitlich beschränkten Güssen auf; es regnet nicht tagelang, sondern täglich nur einige Stunden, zuweilen einige Tage gar nicht. Demgemäß schwankt, wenigstens im Oberlauf der Flüsse, der Wasserstand auch in der Regenzeit häufig plötzlich und erheblich. Die Uferböschungen sind abwechselnd überschwemmt und wasserfrei. Dann sieht man, wie ein zäher Schlamm die niedrigen Bäume oder Sträucher, die sich dort angesiedelt haben, überzieht; und sicher mit diesem halb amphibischen Leben hängen die etwa handlangen, bartförmigen Luftwurzelbüschel zusammen, die manche von ihnen massenhaft an ihren Zweigen entwickeln. Auch die Schmalblättrigkeit dieser Böschungsgehölze, die schon Beccari in Borneo beobachtete und als „Stenophyllie" bezeichnete, ist mir dort aufgefallen, und kehrt gewiß unter ähnlichen Verhältnissen in andern Tropengebieten wieder. Der Grund dieser Erscheinung ist nicht klar; er liegt wohl sicher eher in Beleuchtungs- als in Überschwemmungsverhältnissen.

Fließen in der Trockenzeit in den Unterläufen der Flüsse die Wasser träge, so wächst, zunächst an den Ufern, eine schwimmende Vegetation heran. Mächtige Crinum-Stöcke wurzeln im Schlamme, zwischen ihren Rosetten werden Gräser aus der Unterfamilie der Panizeen festgehalten, die ein flottierendes Dasein führen, auch Polygonum-Arten treten auf; und selbst einige Farne vermögen auf diese Weise zu leben. An fast allen Ufern im Unterlauf der borneanischen Flüsse tritt ferner in mehr oder minder reinen und ausgedehnten Beständen Eichhornia crassipes, die aus Südamerika eingeschleppte Wasserhyazinthe (Abb. 82) auf, deren wundervolle

violette Blütentraube einer Hyazinthe sehr ähnlich sieht. Wie auch andre Wasserpflanzen, vermag sie durch blasige, mit Luft gefüllte Auftreibungen des Blattstiels zu schwimmen. Gesellig mit ihr findet sich Monochoria vaginalis. Steigen die Fluten zur Regenzeit und werden unruhiger, so reißen sie diese losen, trügerischen Teppiche mit weg und führen sie als einzelne schwimmende Inselchen flußabwärts (vergl. die bunte Taf.). Diese häufen sich oft so, daß sie die ganze Wasserfläche be-

Abb. 160.
Flußlauf während der Trockenzeit in Borneo. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

decken und kleineren Fahrzeugen das Durchkommen fast unmöglich machen. Auch stehende Gewässer werden nicht selten ganz von Eichhornia und Monochoria überzogen (Abb. 73).

Eine ganz ähnliche Wasservegetation, z. T. mit Vertretern derselben Familien, ja Gattungen, findet sich im tropischen Amerika wieder. Ule berichtet: „An den meisten Orten, wo sich Wasserpflanzen in Menge entwickeln, herrschen Gramineen und Pontederiazeen — Eichhornia und Monochoria gehören zu dieser Familie — vor. So bildet Panicum spectabile oft dichte, hohe Wasserwiesen, die oft von einem Teppich von Eichhornia crassipes umgeben sind; letztere wird anderwärts von Pontederia rotundifolia vertreten. Außer diesen wachsen hier auch Polygonum-Arten, der Farn Ceratopteris thalictroides, Pistia stratiotes, Oryza sativa, Neptunia oleracea, Hydrocotyle ranunculoides, und

dazwischen schwimmen kleinere Pflänzchen wie Phyllanthus fluitans, Salvinia auriculata und Azolla filiculoides. Ein Teil dieser Schwimmpflanzen wächst nach dem Fallen der Gewässer als Landpflanzen auf feuchtem Boden weiter und entwickelt davon normale Stengel."

Abb. 161.
Papyrus im Mkomazi-Sumpf bei Mombo, Deutsch-Ost-Afrika.
(Aufnahme von F. O. Koch.)

Ähnlich, aber viel großartiger als die eben geschilderten schwimmenden Rasen bieten sich die berühmten Pflanzenbarren des Nils (vgl. Abb. 37 der Abt. „Pflanzengeographie" dieses Bandes), welche die Schiffahrt viele Monate lang gänzlich hemmen können und dadurch mehrfach sogar politische Bedeutung gewonnen haben. Die meisten Wasseradern des mittleren Nilbeckens haben in ihrem unteren Lauf gar kein Gefälle, und da sie alle nach dem Zentrum des Beckens zusammenlaufen, so entsteht hier eines der merkwürdigsten Sumpfgebiete der ganzen Erde. Während des Hochwassers beträgt die Überschwemmungsfläche an 60 000 qkm. Die Ufer der Flüsse sind natürlich sehr flach und beengen durch die Papyruswälder die freie Wasserfläche oft so sehr, daß z. B. die sichtbare Wasserfläche des Bar-el-Gasal nach Junker bisweilen nicht mehr als zwanzig Schritte beträgt. Da entsteht dann aus den verflochtnen Wurzeln größerer Wasserpflanzen wie Cyperus papyrus und Ambatsch (Elaphroxylon), die mit Erde und kleinen Pflanzen noch mehr vereinigt werden, ein fester Boden, der auf dem Wasser schwimmt. In den Flußbiegungen häufen sich diese schwimmenden Inseln und versperren das Bett nach Breite und Tiefe so vollständig, daß das Wasser aufgestaut wird oder einen seitlichen Abfluß suchen muß. Diese „Sedd" treten um so stärker auf, je regenreicher die vorangegangnen Jahre waren. Im November 1878 fand Emin Pascha oberhalb der Bar-el-Gasal-Mündung eine

Anzahl besonders mächtiger Barren von 600 bis 1200 m Länge, die so fest waren, daß man über sie gehen konnte.

Die Papyrusstaude (Abb. 161) bildet im ganzen tropischen Afrika den Uferbesatz größerer Wasserflächen, hauptsächlich da, wo Versumpfung stattfindet; den Ngamisee im Süden säumt sie ebenso wie die Ufer des Nils im Norden. Rosen schildert ihr Wachstum vom Tanasee in Abessinien so: „Durch Strauch und Dorn

Abb. 162.
Arazeen-Sumpf (Cyrtosperma senegalense) in Westafrika. (Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

bahnten wir uns einen Weg hinab, aber nun sperrte uns eine breite Barre von gigantischem Schilf den Blick auf den See: es war Papyrus, die berühmte Papierstaude der antiken Welt. Die dreikantigen, am Grunde armdicken Schäfte dieser Riesenbinse schossen so dicht aus dem Sumpfboden, daß keine Palisade vollständiger den Weg versperren konnte. Drei Meter und noch höher über der Erde wiegten sich die aus tausend fadenförmigen Blättern und Zweiglein gebildeten Dolden im leichten Seewinde. Lange ritten wir an der grünen lebenden Mauer entlang, ehe wir ihr Ende erreichten." Auch uns bekannte hohe Sumpfgewächse, wie das Schilf oder der

Rohrkolben, verschiedne Typha-Arten, ferner das Rohr Phragmites communis gesellen sich den Papyrus-Beständen bei oder bilden selbständig an Fluß- und Seeufern ihre Dickichte. Ein andres mächtiges Gras, das bis 5 m hohe wilde Zuckerrohr, Saccharum spontaneum (Abb. 149), tritt ähnlich im tropischen Asien wie in ganz Nord- und Zentralafrika auf.

Noch manche andre stattliche Sumpfstaude der Tropen könnte aufgezählt werden. Nur noch zwei Arazeen seien genannt. Zantedeschia aethiopica, die bei uns häufig kultivierte „Calla", deren Blütenstand durch das weiße, trichterförmige Hochblatt so auffällig wirkt, macht im südlichen Afrika eine Zierde der Sümpfe aus, tritt stellenweise sogar in großen Beständen auf. Nicht so schön gefärbte und mehr geschlossne, aber erheblich größere Blüten zeigt die im ganzen höhere und kräftigere Cyrtosperma senegalense, eine Charakterpflanze der Waldsümpfe Westafrikas (Abb. 162).

Abb. 163.
Blätter der Victoria regia, rechts von oben, links von unten.
(Aufnahme von Dr. H. Reimann.)

Teiche und Seen, aber auch langsam fließende Gewässer werden wie bei uns so in den Tropen von Wasserrosen belebt. Sehr bekannt, weil in allen größeren botanischen Gärten kultiviert, ist die Königin unter den Wasserpflanzen, Victoria regia, mit riesigen, bis 2 m Durchmesser erreichenden kreisrunden Blättern und 20 bis 40 cm großen Blüten. In stilleren Nebenarmen des Amazonas und den Seen dieses Gebiets bedeckt sie oft meilenweit die Wasserfläche. Es ist keine Fabel, daß die Blätter mit dem hochaufgekippten Rande ein drei- bis fünfjähriges Kind zu tragen vermögen; denn der kräftige, im Mittelpunkt der Blattunterseite ansetzende Stiel geht in zahlreiche radiale Rippen über, die wieder durch sprossenartige Querstücke mit einander verbunden sind, so daß ein netzartiges System von Aussteifungen ein Einbiegen der Blattfläche verhindert. Alle diese Nerven werden von Luftkanälen durchzogen, die die Schwimmfähigkeit des Blatts erhöhen (Abb. 163).

Aber auch weniger riesige Wasserrosen bringen die Tropen hervor, ja zum Teil kleinere als die weiße Nymphaea unsrer Gewässer. So fand ich in Kamerun Nymphaea Zenkeri, deren Blüte im geschlossnen Zustande nur 2 bis 3 cm Durch-

messer hat. In ganz Afrika, von Ägypten bis zu den Seen des Kaplandes verbreitet ist die nicht viel größere Nymphaea stellata, (Abb. 164); auch die stattlichere blaublühende Lotosblume, Nymphaea lotos. Mit ihnen zusammen kommen noch manche andern schwimmenden Wasserpflanzen vor, die aber weniger auffällig sind. Erwähnt sei nur noch Pistia stratiotes, eine Aracee, die stark faustgroße Rosetten rundlicher Blätter mit einer herabhängenden Quaste feiner Fadenwurzeln bildet. Die Pflanze tritt stets sehr gesellig auf und bedeckt, wie beispielsweise auf dem Viktoriasee (vgl. die Taf.) große Wasserflächen mit einem geschlossenen grünen Teppich.

Abb. 164.
Nymphaea stellata, Ostafrika. (Aufnahme von Dr. H. Prell.)

Die eben schon erwähnte, von den alten Ägyptern heilig gehaltne Lotosblume ist heute in Ägypten fast ganz verdrängt worden durch Nelumbo speciosa, die man ebenfalls Lotos zu nennen pflegt. Sie ist, wohl im Gefolge der Perser, aus Asien gekommen, wo sie in Sümpfen weit verbreitet ist. Vor den übrigen Nymphäazeen zeichnet sie sich dadurch aus, daß ihre großen rosafarbigen Blüten und die kreisrunden, etwas trichterartig vertieften, mit einem graugrünen Wachsüberzug bereiften Blätter nicht auf dem Wasser schwimmen, sondern hoch über die Oberfläche hinausragen. (Abb. 6.) In den weiten Überschwemmungsgebieten der Riesenströme auf Borneo z. B. bildet diese prächtige Pflanze, abwechselnd mit einem Riedgras aus der Gattung Scleria, ausgedehnte Bestände. Zwischen den hohen Stengeln schwimmen auch hier in Massen die Rosetten von Pistia stratiotes, einer Pflanze, die ein Beispiel der weiten Verbreitung vieler Wassergewächse darstellt.

g) Veränderung der Formationen.

Die natürlichen Pflanzenformationen bleiben sich nicht zu allen Zeiten völlig gleich. Jede macht eine Entwicklung durch, „bis sie zu dem Endstadium gelangt, welches den herrschenden Bedingungen am besten und vollkommensten entspricht. Bei dieser natürlichen Formationsbildung wird das neue Land durch Keime aus benachbarten Formationen besiedelt und nach und nach in Besitz genommen, wobei jede Stufe sich durch ihre eigenen Wirkungen allmählich aufhebt und die nächste herbeiführt." (Diels.) So entstandne Formationen bezeichnet man als primäre.

Aber nicht diesen natürlichen Formationswandel, der in den meisten Einzelfällen noch viel zu wenig studiert ist, wollen wir hier betrachten, sondern die Entstehung „sekundärer" Formation durch Einfluß des Menschen.

Als es der Menschheit — wie sich Passarge ausdrückt — so unendlich schlecht erging, daß sie sich, der Not gehorchend, Feldbau zu betreiben entschloß, hatte sie wohl fast überall erst Waldland urbar zu machen. Die Beseitigung des Waldes mit Axt und Feuer zur Gewinnung von Ackerland ist seitdem zu allen Zeiten und in allen Erdteilen geübt worden. Solche Rodungen, die zunächst wenig ausgedehnt waren, mußten mit dem Anwachsen der Menschheit allmählich ganze Landstriche überziehen. So wissen wir, daß die heutigen Steppengebiete Südrußlands einstmals mit dichten Wäldern bestanden waren. Für die heutige Zeit nimmt v. Danckelmann an, daß in Afrika mindestens 1/5 der zwischen dem Äquator und dem südlichen Wendekreis gelegnen Zone durch Brände in Mitleidenschaft gezogen wurde.

Das Fällen des Waldes geschieht im Anfang der Trockenzeit. Nach dem Stürzen wird das Geäst der Krone noch zusammengehauen und trocknet aus. Vor den ersten Regen zündet man das Holzfeld auf der Windseite an. Durch die trocknen Blätter genährt, läuft das Feuer über die Fläche weg; an dem Holz schwelt es lange, doch kohlt es die dicken Stämme oft nur an. Sie werden, wie auch die stehenbleibenden Stubben, binnen weniger Jahre von Wetter und Insekten zerstört.

In Savannen- und Steppengebieten beschränkt sich die Urbarmachung des Landes auf das Abbrennen des Grases und Gesträuchs. Prachtvoll sieht es aus, wenn man gegen Ende der trocknen Zeit des Nachts vom Usambaragebirge z. B. oder dem Kilimandjaro ins weite Land hinausblickt, wo die Steppenbrände ihre Feuerkreise ziehen. Hat man Gelegenheit, einem solchen Brande zu begegnen, so überzeugt man sich, daß er nichts von dem Schrecken an sich hat, den man mit dem Worte zu verbinden pflegt. Von dem Punkte, wo das Feuer angelegt wird, dringt es, wenigstens bei Windstille, kreisförmig vorwärts. Da das „Strohfeuer" bald herunterbrennt, breitet es sich wie die von einem ins Wasser geworfnen Stein verursachte Rundwelle aus; niemals brennt es auf einer weiten Fläche zugleich, sondern stets ist nur ein nach außen fortschreitender Feuerring vorhanden, der nur etwa 1 m breit ist und in der Minute vielleicht 1 bis 2 m fortschreitet. Kommt man an einen solchen Feuerring, so schlägt eine glühende Hitze entgegen, aber mit einem Sprung ist man hindurch und auf der abgebrannten, schwarzen Fläche, wo nur noch hier und dort an einem dickeren Grasbüschel oder einem Strauch die Flamme züngelt. Daß ein solcher Steppenbrand auch selbst kleineren Säugetieren gefährlich werden könnte, scheint ganz ausgeschlossen, höchstens kriechende Tiere könnten von ihm eingeholt werden. Haushohe Flammen, stärkere Glut und größere Ausdehnung der brennenden Flächen kommen aber wohl zustande, wenn der Graswuchs sehr dicht und hoch ist; nach den Schilderungen von Busse z. B. in Togo.

Die urbar gemachten Stellen können ein verschiednes Schicksal haben, je nachdem sie unter der Hand des Menschen bleiben oder später wieder sich selbst überlassen werden. Große Teile von Afrika, die früher Wald — auch schweren Urwald — trugen, haben heute Savannen- und Steppencharakter angenommen, und verarmen durch die jährlich neu entfachten Brände stellenweise immer noch mehr. Daß in so weiten Gebieten, wie sie in Afrika in Frage stehen, selbst wenn die Grasbrände verhindert

werden könnten, wieder der ehemalige Waldwuchs aufkommen sollte, erscheint ausgeschlossen. Die allgemeinen Lebensbedingungen sind allzusehr nach der ungünstigen Seite verschoben worden. Jede Entwaldung hat Austrocknung des Bodens zur Folge; der Mangel an Deckung und Beschattung ermöglicht die Auslaugung oder Fortspülung der Krume und verhindert die Humusbildung; der Fortfall des Windschutzes erhöht die Transpiration der Gewächse. Mesopotamien, Kleinasien und selbst das im Altertum noch so fruchtbare Spanien sind einige Beispiele dafür. Aus den bisherigen Erfahrungen ist wohl mit Sicherheit zu entnehmen, daß die Vegetation überall da, wo sie nicht im Vollbesitz der für sie günstigsten Lebensbedingungen steht, nach Aufhören der menschlichen Beeinflussung den ursprünglichen Charakter nicht wiedergewinnt: die neu aufschießenden Gewächse werden xerophiler ausgestattet sein.

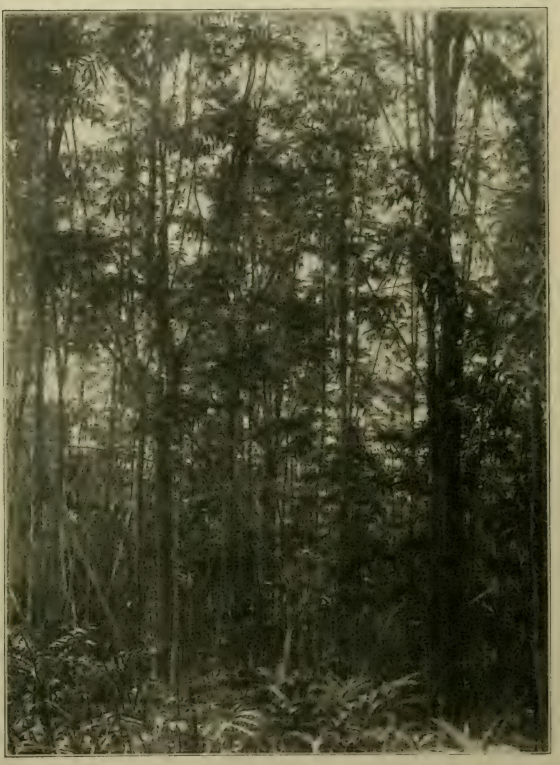


Abb. 165.
„Lurus"-Formation (Peronema canescens), Borneo.
(Aufnahme von Prof. Dr. H. Winkler.)

Anders dort, wo eine Formation von den besten Bedingungen ihres Daseins umgeben ist; wird sie künstlich vernichtet, so stellt sie sich allmählich von selbst vollständig wieder her, wenigstens dann, wenn die Vernichtung nicht sehr weite Strecken ergriffen hat. Die Herstellung erfolgt allerdings allmählich. Auf den zu Pflanzungszwecken in Südost-Borneo freigeschlagnen Urwaldstücken, die ich im Jahre 1908 beobachten konnte, stellten sich in kürzester Frist dicht wie gesät schnell aufschießende, 30 bis 40 cm hohe Kompositen, z. B. Erechtites ein. Bald schlagen auch manche von den stehen gebliebnen Stümpfen aus, und die im Boden befindlichen Samen der alten Waldvegetation beginnen zu keimen. Sie werden aber unterdrückt von Keimpflanzen eingeschleppter Holzgewächse, die durch die Offenheit der Schläge zunächst be-

günstigt werden. Meist tritt zunächst die Ulmazee *Trema* in ganzen Buschbeständen auf. Wo diese durch Buschmesser und Brand stets wieder zerstört werden, fliegen die federleichten Samen des Alang-Alang-Grases (*Imperata arundinacea*) an, und diese Landplage kann festen Fuß fassen, weil ihre unterirdischen Rhizome durch das Feuer nicht leiden, sondern nur zu immer dichterem Wuchs veranlaßt werden. So findet man im malaiischen Archipel ausgedehnte Alang-Steppen, das verlassne Kulturland der Eingebornen. Wo das Brennen nicht mehr ausgeübt wird, stellt sich, zunächst in weiten Abständen, die sich mehr und mehr schließen, niedriger Holzwuchs ein, nur eine beschränkte Anzahl, bis zum gewissen Grade xerophil organisierter Arten. Kaum 10 m Höhe erreicht dieser sekundäre Busch. Aber in seinem Schatten vermögen jetzt schon einzelne Arten des benachbarten Urwaldes aufzukommen, und nach und nach bildet sich wieder dichter Wald. Aber auch er enthält zunächst immer nur eine *Auswahl* von Urwaldgehölzen. *Koorders* berichtet von der kleinen, in sehr feuchtem Klima gelegnen Insel Nusakembangan an der Südküste von Java folgenden Befund. Ein früher mit Urwald bewachsnes, dann gerodetes Terrain, war nach 28 Jahren ungestörter Ruhe wieder mit dichtem bis 25 m hohem Wald bewachsen, der aber von nur 21 Baumarten gebildet war. Die *Armut der systematischen Zusammensetzung* ist also ein Charakterzug sekundärer Formationen. Unter Umständen kann eine Baumart vollständig herrschend werden, wie z. B. die 15 bis 20 m hohe Verbenazee *Peronema canescens* (Abb. 165) in den „Lurus"-Gehölzen von Borneo. In diesen Gehölzen ist stets junger Aufschlag des Deckbaums reichlich vorhanden, erscheint manchmal auf großen Strecken wie angeschont. Ob auch sie schließlich dem Urwald wieder Platz machen wird, erscheint mir nicht ganz zweifellos. Daß unter günstigen Bedingungen aber eine natürliche Regeneration des Waldes *in seiner ursprünglichen Zusammensetzung* sich vollzieht, zeigt sicher eine Beobachtung, die Busse aus Kamerun berichtet. „Als vor einigen Jahren in der Moliwe-Pflanzung bei Viktoria ein neues Haus für den Pflanzungsleiter gebaut werden sollte, wurde der als Platz ausersehene Hügel von seiner dichten Waldbedeckung befreit. Kein Mensch hätte ahnen können, daß dieser dichte, hochstämmige und von Lianen durchwirkte Wald eine sekundäre Bildung war, wenn nicht zur Anlage eines Weges ein vertikaler Abstich des Bodens gemacht worden wäre, wobei in ansehnlicher Tiefe — in *Busses* Gegenwart — zahlreiche Topfscherben, die sprechenden Zeugen einer alten Besiedlung, hervorgezogen wurden."

Nachwort.

Als im März 1910 die Franckh'sche Verlagshandlung mit der Aufforderung an mich herantrat, ein „Pflanzenleben der Tropen" für sie zu schreiben, ging ich freudig auf den Vorschlag ein, weil er mir Gelegenheit bot, die während eines zweimaligen Aufenthalts in den Tropen — in Kamerun und dem malaiischen Archipel — gemachten Beobachtungen durch das Studium der Literatur zu vertiefen und abzurunden, zumal ich für dasselbe Jahr noch einen Besuch von Ostafrika in Aussicht genommen hatte, der dann in Form einer akademischem Studienfahrt gemeinschaftlich mit dem Zoologen Professor C. Zimmer und 15 Teilnehmern auch zur Ausführung kam. Das Buch will einem weiteren, botanisch nicht vorgebildeten Leserkreise die Tropenvegetation in ihrer Bedeutung für das Landschaftsbild und ihre den klimatischen Bedingungen entsprechende Organisation schildern. Doch habe ich mich durch diesen Zweck nicht verleiten lassen, den tieferen Fragestellungen aus dem Wege zu gehen. Überall sind die in der Literatur aufgetauchten Anschauungen kritisch beleuchtet und an so manchen Stellen eigne Erfahrungen und Untersuchungen mitgeteilt worden. Ich hoffe daher, auch den Fachgenossen, hauptsächlich denen, die die Tropen nicht aus der Anschauung kennen, einiges Neue bieten zu können, besonders da die Schilderung in der 2. Auflage von Schimpers Pflanzengeographie nur ein Abdruck der 15 Jahre alten ersten ist.

Die Abbildungen sind zum großen Teil nach eignen Aufnahmen hergestellt. Für die zahlreichen andern, die durch die Güte mir befreundeter oder fachlich nahestehender Reisenden, auch einiger Korporationen zur Verfügung gestellt wurden, deren Namen bei jedem Bilde genannt sind, möchte ich auch an dieser Stelle noch einmal meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Breslau, 13. Februar 1913.

Hubert Winkler.

Literaturverzeichnis zur Abteilung „Die Pflanzenwelt der Tropen".

Ann. Buitenz. = Annales du Jardin bot. de Buitenzorg.

Aso, K., Können Bromeliazeen durch die Schuppenhaare der Blätter Salze aufnehmen? (Flora. C, 1910.)

Beccari, O., Wanderings in the great Forests of Borneo. London 1904.

Belt, Th., The naturalist in Nicaragua. London 1874.

Bernard, Ch., Quelques remarques à propos du rôle physiologique du Latex. (Ann. Buitenz. III. Suppl. 1. part., 1910.)

Bobisut, O., Über den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der Nepenthes-Kannen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien CXIX, 1910).

Brenner, W., Über die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa. (Ber. d. deutschen bot. Ges. XXVI, 1902.)

Bruhn, W., Beiträge zur experimentellen Morphologie, zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln. (Flora. CI, 1910.)

Burck, W., Beiträge zur Kenntnis der myrmekophilen Pflanzen und der Bedeutung der extranuptialen Nektarien. (Ann. Buitenz. X, 1891.)

Burgerstein, A., Über d. Transpirationsgröße von Pflanzen feuchter Tropengebiete. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XV, 1897.)

Buscalioni, L., Sulla Caulifloria. (Malpighia. XVIII, 1904.)

Buscalioni, L. u. Pollacci, G., Le antocianine ed il loro significato biologico. (Atti del Istit. Bot. dell' Università di Pavia. N. Ser. VIII, 1903.)

Buscalioni, L. u. Huber, J., Eine neue Theorie der Ameisenpflanzen. (Bot. Zentralblatt, Beiheft IX, 2, 1900.)

Busse, W., Über das Auftreten epiphyllischer Kryptogamen im Regenwaldgebiet von Kamerun. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII, 1905.)

—, W., Die periodischen Grasbrände im trop. Afrika. (Mitt. aus den deutschen Schutzgeb., 1908.)

Christ, H., Die Geographie der Farne. Jena 1910.

Clautriau, La digestion dans les urnes de Nepenthes. (Mém. publ. par l'Acad. Roy. de Belgique. LIX, 1900.)

Crüger, H., Über Periodizität in der Pflanze. (Bot. Zeitung, 1854.)

Czapek, Fr., Über die Blattentfaltung der Amherstien. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien. CXVIII, 1909.)

—, Fr., Über die Ranken von Entada. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVII, 1909.)

—, Fr., Die Bewegungsmechanik d. Blattgelenke d. Menispermazeen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XVII, 1909.)

Czapek, Fr., Beobachtungen an tropischen Windepflanzen. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 1. part., 1910.)
Dachnowski, A., Das Problem der Xeromorphie in d. Vegetation d. Steinkohlenzeit. (The Amer. Journ. of Science. XXXII, 1911.)
Darwin, Ch., Kletternde Pflanzen. Deutsch v. Carus. Stuttgart 1876.
Detmer, W., Botan. u. landwirtschaftl. Studien auf Java. Jena 1907.
—, W., Botanische Wanderungen in Brasilien. Leipzig 1897.
Diels, L., Pflanzengeographie. Leipzig 1908.
Dingler, H., Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. (Sitzungsber. Kgl. Bayr. Akad. Wiss. 1911.)
Drude, O., Handbuch d. Pflanzengeographie. Stuttgart 1890.
Dümmer, R., Grape sugar as an excretion in Platycerium. (Ann. of Bot. XXV, 1911.)
Engler, A., Über die Hochgebirgsflora des trop. Afrika. Berlin 1892.
—, A., Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas. Berlin 1895.
—, A., Die Pflanzenwelt Afrikas. Leipzig, 1908 u. f.
Ernst, A., Beiträge zur Ökologie und Morphologie von Polypodium pteropus. (Ann. Buitenz. XXII, 1908.)
Ernst, A. und Bernard, Ch., Beitrag zur Kenntnis der Saprophyten Javas. (Ann Buitenz. XXIV, 1911 u. f.)
Esser, P., Die Entstehung der Blüten am alten Holz. Diss. Bonn 1887.
Ewart, A. J., On the effect of Tropical Insolation. (Annales of Bot. XI, 1897.)
Fickendey, E., Über die Bedeutung der Milchgefäße im Wasserhaushalt der Pflanzen. (Tropenpflanzer. XIV, 1910.)
Fitting, H., Über die Beziehungen zwischen den epiphyllen Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. (Ann. Buitenz. III. Suppl. 2. part., 1910.)
—, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Botanik, 1911.)
Forbes, E., Wanderungen eines Naturforschers im malaiischen Archipel. Jena 1886.
Foxworthy, F. W., Distribution and utilization of the Mangroveswamps of Malaya. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 1. part., 1910.)
Galpin, E. E., The fertilisation of flowers by birds. (Gardeners Chronicle, 3. Ser., IX, 1891.)
Gaulhofer, K., Über d. anatom. Eignung d. Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtrezeption. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXVI^a, 1908.)
Gentner, G., Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. (Flora. XCIX, 1909.)
Giesenhagen, K., Die Hymenophyllazeen. (Flora. LXXIII, 1890.)
—, K., Über hygrophile Farne. (Flora. LXXVI, 1892.)
—, K., Die Moostypen der Regenwälder. (Ann. Buitenz. III. Suppl. 2. part., 1910.)
Giglioli, J., Über die wahrscheinliche Funktion d. ätherischen Öle . . . als Ursache der Bewegung der Säfte in den lebenden Pflanzengeweben. (Rendiconti della R. Accademia dei Lincei XX, 2, 1911.)
Giltay, E., Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. (Jahrbücher f. wissensch. Botanik, XXX, 1897.)

Giltay, E., Über die vegetabil. Stoffbildung in den Tropen und in Mitteleuropa. (Ann. Buitenz. XVI, 1898.)
Goebel, K., Über die Luftwurzeln von Sonneratia. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1886.)
—, K., Über epiphytische Farne und Muszineen. (Ann. Buitenz. VII. 1888.)
—, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg, 1889 u. f.
—, K., Über Einwirkung des Lichts auf d. Gestaltung d. Kakteen u. anderer Pflanzen. (Flora. LXXX, 1895.)
Goetze, W., Vegetationsansichten aus Deutschostafrika, zusammengestellt u. besprochen von A. Engler. Leipzig 1902.
Grisebach, A., Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig 1872.
Guppy, H. B., Observations of a Naturalist in the Pacific between 1896 and 1899. London 1906.
Haberlandt, G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, CI, 1892, CIII, 1894 und CIV, 1895.)
—, G., Über die Ernährung der Keimlinge bei viviparen Mangrovepflanzen. (Ann. Buitenz. XI, 1893.)
—, G., Über die Größe der Transpiration im feuchten Tropenklima. (Jahrbücher f. wissensch. Botanik, XXXI, 1897.)
—, G., Botanische Tropenreise. 2. Aufl. Leipzig 1910.
Hallier, H., Über die Gattung Ericybe u. die biolog. Bedeutung d. stammbürtigen Blüten und Früchte. (Bulletin de l'Herbier Boissier. V, 1897.)
Hann, J., Handbuch der Klimatologie. Stuttgart 1897 u. f.
Heinricher, E., Zur Biologie von Nepenthes. (Ann. Buitenz. XX, 1906.)
Holtermann, K., Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig 1907.
Humboldt, A. v., Ansichten der Natur. 3. Aufl. Stuttgart u. Tübingen 1849.
Huth, E., Ameisen als Pflanzenschutz. Berlin 1886.
—, E., Myrmekophile und myrmekophobe Pflanzen. Berlin 1887.
—, E., Über stammfrüchtige Pflanzen. Berlin 1888.
Jensen, H., Nepenthes-Tiere. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 2. part., 1910.)
v. Ihering, H., Die Cekropien und ihre Schutzameisen. (Englers Bot. Jahrb. XXXIX, 1907.)
Johow, F., Die Mangrovesümpfe. (Kosmos, 1884.)
—, F., Vegetationsbilder aus Westindien und Venezuela. (Kosmos, 1884.)
—, F., Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. (Jahrbücher f. wissensch. Botanik, XV, 1884.)
—, F., Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. (Jahrb. f. wissensch. Bot., XVI, 1885.)
—, F., Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatom.-entwicklungsgesch. Verhältnissen. (Ebenda. XX, 1889.)
—, F., Die phanerogamen Schmarotzerpflanzen. (Verh. d. deutschen wissensch. Ver. zu Santiago. 1890.)

Jungner, J. R., Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regenreichen Kamerungebirge. (Bot. Zentralblatt, XLVII, 1891.)
—, J. R., Studien über d. Einwirkung des Klimas, hauptsächl. durch Niederschläge, auf d. Gestalt d. Früchte. (Bot. Zentralblatt, LIX, 1894.)
Karsten, G., Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. (Ann. Buitenz. X, 1891.)
—, G., Über die Mangrove-Vegetation im Malaiischen Archipel. (Bibliotheca botanica. XXII, Kassel 1891.)
—, G., Morphолog. u. biolog. Untersuchungen über einige Epiphytenformen d. Molukken. (Ann. Buitenz. XII, 1894.)
Karsten, G. u. Schenck, H., Vegetationsbilder. Jena 1903 u. f.
Katzer, Zur Frage der Entstehung und Einteilung d. brasilian. Campos. (Petermanns Mitteil. 1902.)
Keeble, The hanging Foliage of certain Tropical Trees. (Annales of Bot. IX, 1895.)
Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. 2. Aufl. Leipzig u. Wien 1896—98.)
Klebs, G., Über die Rhythmik in d. Entwicklung d. Pflanze. (Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch., II, 1911.)
Kluyver, A. J., Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. (Anzeig. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien. XLVIII, 1911.)
Knuth, P., Neue Beobachtungen über fledermausblütige Pflanzen. (Bot. Zentralblatt, LXXII, 1897.)
—, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898—1905.
Koernicke, M., Über Rindenwurzeln trop. Loranthazeen. (Naturwissensch. Rundschau. XXIII, 1908.)
—, M., Biolog. Studien an Loranthazeen. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 2., 1910.)
Koorders, S. H., Beobachtungen über spontane Neubewaldung auf Java. (Forstl.-naturwissensch. Zeitschr. 1895.)
—, S. H., Über die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen. (Ann. Buitenz. XIV, 1897.)
—, S. H., Notizen mit Abbildungen einiger interessanter kauliflorer Pflanzen. (Ann. Buitenz. XVIII, 1902.)
Kramer, A., Die anatomischen Anpassungen d. Farnkräuter an Klima u. Standort. Berlin 1907.
Kraus, G., Das Längenwachstum der Bambusrohre. (Ann. Buitenz. XII, 1895.)
—, G., Über Dickenwachstum der Palmenstämme in den Tropen. (Ann. Buitenz. XXIV, 1911.)
Krüger, P., Die oberirdischen Organe der Orchideen in ihrer Beziehung zu Klima und Standort. (Flora. LXVI, 1883.)
Lagerheim, G., v., Zur Biologie der Jochroma macrocalyx. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. IX, 1891.)
Leeuwen, W., van, Über d. Ursache d. wiederholten Verzweigung der Stützwurzeln von Rhizophora. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIX, 1911.)
Linsbauer, K., Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. (Flora. XCVII, 1907.)

Lippitsch, C., Über das Einreißen der Laubblätter der Musazeen und einiger verwandter Pflanzen. (Österreich. bot. Zeitschrift, 1889.)
Lopriore, G., Die Kauliflorie nach alten und neuen Anschauungen. (Naturwissensch. Wochenschrift. XXII, 1907.)
Lundström, A. N., Die Anpassungen der Pflanzen an die Tiere. Upsala 1887.
Marloth, R., Observations on the function of the ethereal oils of xerophytic plants. (Transact. of South-afric. Soc. XII, 1906.)
—, R., Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVII, 1909.)
Martius, C. F. P., v., Die Physignomie des Pflanzenreiches in Brasilien. München 1824.
Massart, J., Un botaniste en Malaisie. (Bull. de la Soc. bot. de Belgique. XXXIV, 1895.)
—, J., Un voyage Botanique au Sahara. (Ebenda. XXXVI, 1898.)
Miehe, H., Javanische Studien. (Abhandl. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wissensch. XXXII, 1911.)
Möbius, M., Über Bewegungsorgane an Blattstielen. (Schwendener-Festschrift. Berlin 1899.)
Möller, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893.
—, A., Brasilianische Pilzblumen. Jena 1895.
Müller, Fritz, Die Imbauba und ihre Beschützer. (Kosmos. VIII, 1880.)
Neger, F., Zur Biologie der Holzgewächse im südl. Chile. (Englers Bot. Jahrb. XXIII, 1897.)
Nieuwenhuis-Uxküll, M., „Extraflorale Zuckerausscheidungen u. Ameisenschutz". (Ann. Buitenz. XXI, 1907.)
Pechuel-Lösche, Die Loango-Expedition. 3. Abt. 1. Hälfte. Leipzig 1882.
Picado, C., Sur la nutrition chez des Broméliacées épiphytes. (Compt. Rend. Acad. Science de Paris. CLIV, 1912.)
Pick, H., Über die Bedeutung des roten Farbstoffs bei den Phanerogamen. (Bot. Zentralbl. XVI, 1883.)
Porsch, O., Die Anlockungsmittel der Blumen im Lichte neuerer Forschung. (Mitteil. d. naturw. Ver. a. d. Univ. Wien. 1904.)
—, O., Über Nähr- und Haftwurzeln von Philodendron Selloum. (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. LXXIX, 1911.)
Raciborski, M., Über d. vermeintl. Anpassung d. Blätter an Regen u. Hagelstöße. (Sitzungsber. d. Krakauer Akad. Wiss. XVII, 1888.)
—, M., Die Schutzvorrichtungen d. Blütenknospen. (Flora. LXXXI, 1895.)
—, M., Biologische Mitteilungen aus Java. (Flora. LXXXV, 1898.)
—, M., Über d. Vorläuferspitze. (Flora. C, 1900.)
Ratzel, F., Versuch einer Zusammenfassung d. wissensch. Ergebnisse d. Stanley'schen Durchquerung von Afrika. (Petermanns Mitteil. XXXVI, 1890.)
Renner, O., Über Wachsdrüsen auf den Blättern und Zweigen von Ficus. (Flora. XCVII, 1907.)
Rettig, E., Ameisenpflanzen u. Pflanzenameisen. Jena 1904.

Rosen, F., Die biolog. Stellung d. abessinischen Baumlobelie. (Cohns Beitr. zur Biologie d. Pflanzen. X, 1911.)
Schenck, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Jena 1892, II. Jena 1897.
Schiffner, V., Vegetationsverhältnisse der trop. Hochgebirgsregionen. (Mitteil. d. naturw. Ver. a. d. Univ. Wien. III, 1905.)
Schimper, A. F. W., Über Bau u. Lebensweise d. Epiphyten Westindiens. (Botan. Zentralbl. 1884.)
—, A. F. W., Die indo-malaiische Strandflora. Jena 1891.
—, A. F. W., Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, vornehmlich in d. Flora Javas. (Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. VII, 1890.)
—, A. F. W., Die Gebirgswälder Javas. (Forstl.-naturwissensch. Zeitschr. 1893.)
—, A. F. W., Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.
—, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.
—, A. F. W., Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
Schomburgk, R., Reisen in Britisch-Guiana. Leipzig 1848.
Schoute, J. C., Die Stammesbildung d. Monokotylen. (Flora. XCII. 1903.)
—, J. C., Notiz über die Verästelung der Baumfarne. (Ann. Buitenz. XX. 1906.)
—, J. C., Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. I. (Ann. Buitenz. XX, 1906.) II. (Extrait du Recueil des Travaux bot. Néerlandais. VI. 1909.)
—, J. C., Über die Verdickungsweise des Stammes von Pandanus. (Ann. Buitenz. XXI, 1907.)
—, J. C., Die Pneumatophoren von Pandanus. (Ann. Buitenz. III. Suppl.. 1. part., 1910.)
—, J. C., Über das Dickenwachstum der Palmen. (Ann. Buitenz. XXVI. 1912.)
Schumann, K., Einige neue Ameisenpflanzen. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. XIX, 1888.)
—, K., Über afrikanische Ameisenpflanzen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. IX. 1891.)
Schwendt, E., Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. (Beihefte z. Bot. Zentralblatt. XXII, 1, 1907.)
Scott-Elliot, G. F., Ornithophilous flowers in South Afrika. (Ann. of Botany, IV, 1889.)
—, G. F., Notes on the fertilisation of south african and Madagascar flowering plants. (Ann. of Botany, V, 1890.)
Shibata, K., Beiträge zur Wachstumsgeschichte d. Bambusgewächse. (Journ. Coll. Tokio. 1900.)
Solms-Laubach, H., Graf zu, Über den Bau u. die Entwicklung der Ernährungsorgane parasit. Phanerogamen. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. VI. 1867—68.)
Sperlich, A., Untersuchungen über Blattgelenke von Menispermazeen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXVIII. 1910.)
Spruce, R., Notes of a Botanist on the Amazon and Andes. London 1908.
Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. (Ann. Buitenz. XI, 1893.)

Stahl, E., Über bunte Laubblätter. (Ann. Buitenz. XIII, 1896.)
—, E., Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.
Treub, M., Sur le Myrmecodia echinata. (Ann. Buitenz. III, 1883.)
—, M., Sur une nouvelle catégorie de Plantes grimpantes. (Ann. Buitenz. III, 1883.)
—, M., Observations sur les plantes grimpantes du Jard. bot. de Buitenzorg. (Ann. Buitenz. IV, 1883.)
—, M., Nouvelles recherches sur le Myrmecodia de Java. (Ann. Buitenz. VII, 1888.)
—, M., Les bourgeons floraux du Spathodea campanulata. (Ann. Buitenz. VIII, 1889.)
—, M., Notice sur „l'Effet Protecteur" assigné à l'Acide Cyanohydrique des plantes. (Ann. Buitenz. XXI, 1907.)
—, M., La forêt vierge équatoriale comme association. (Ann. Buitenz. XXII, 1908.)
Trinchieri, G., Contributo allo studio della Cauliforia. (Atti Accad. Givenia sc. nat. Catania. XIX, 1906.)
—, G., Intorno a due piante cauliflore. (Malpighia. XXI, 1907.)
—, G., Un nuovo caso di caulifloria. (Bull. Orto bot. Univers. Napoli. II, 1908.)
—, G., Della caulifloria del Fico domestico. (Bull. Orto bot. Univers. Napoli, II, 1908.)
Tromp de Haas, W. R., Relations entre la composition du latex du Hevea brasiliensis et la saignée. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 1. part., 1910.)
Ule, E., Verschiedenes über d. Einfluß d. Tiere auf d. Pflanzenleben. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XVIII, 1900.)
—, E., Biolog. Eigentümlichkeiten der Früchte in d. Hyläa. (Englers bot. Jahrb. XXXVI, Beibl. 81, 1905.)
—, E., Ameisenpflanzen. (Englers bot. Jahrb. XXXVII, 1906.)
—, E., Blumengärten d. Ameisen am Amazonenstrom. (Vegetationsbilder, herausgeg. v. Karsten u. Schenck, 3. Reihe, Jena 1906.)
Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.
—, G., Der Kilimandscharo. Berlin 1897.
—, G., Laubfall u. Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.
Wallace, A. R., Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Deutsch von D. Brauns. Braunschweig 1879.
Warburg, O., Über Ameisenpflanzen. (Biolog. Zentralbl. XII, 1892.)
—, O., Vegetationsschilderungen aus Südostasien. (Englers bot. Jahrb. XVII, 1893.)
Warming, E., Rhizophora Mangle. (Englers bot. Jahrb. IV, 1883.)
—, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengengraphie. 2. Aufl. Deutsch v. P. Graebner. Berlin 1902.
Weberbauer, A., Anatom. u. biolog. Studien über d. Vegetation d. Hochanden Perus. (Englers bot. Jahrb. XXXVII, 1905.)
Weevers, Th., Kurze Notizen in bezug auf die Anthozyanbildung in jungen Schößlingen der trop. Pflanzen. (Ann. Buitenz. III. Suppl., 1. part., 1910.)
Went, F., Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. (Ann. Buitenz. XII, 1893.)
Westermaier, M. u. Ambronn, H., Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen. (Flora. LXIV, 1881.)

Wettstein, R. v., Neues aus der Biologie der Orchideen. Wien 1906.
Wiesner, J., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze. (Festschrift der zoolog.-botanischen Gesellschaft in Wien 1876.)
—, J., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
—, J., Über ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. (Sitzungsber. d. Akad. der Wissensch. in Wien. CII, 1893.)
—, J., Über den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. (Ebenda. CIII, 1894.)
—, J., Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus den Tropen. (Ebenda. CIII. 1894.)
—, J., Vergl. physiolog. Studien über d. Keimung europäischer u. trop. Arten von Viscum u. Loranthus. (Ebenda. CIII, 1894.)
—, J., Beobachtungen über d. fixe Lichtlage der Blätter tropischer Gewächse. (Ebenda. CIII, 1894.)
—, J., Beiträge zur Kenntnis des tropischen Regens. (Ebenda. CIV, 1895.)
—, J., Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg. (Ebenda. CIV, 1895.)
—, J., Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Cairo u. Buitenzorg. (Denkschriften d. math.-naturw. Klasse der Akad. d. Wissensch. in Wien. LXIV, 1896.)
—, J., Zur Physiologie von Taeniophyllum Zollingeri. (Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. CVI, 1897.)
—, J., Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze. (Ann. Buitenz. XIV, 1897.)
—, J., Der Lichtgenuß d. Pflanzen. Leipzig 1907.
Wille, N., Kritische Studien über die Anpassung der Pflanzen an den Regen u. Tau. (Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. IV, 1887.)
Winkler, Hubert, Zur Morphologie u. Biologie d. Blüte von Durio zibethinus. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII, 1905.)
—, H., Beiträge zur Morphologie u. Biologie trop. Blüten und Früchte. (Englers bot. Jahrb. XXXVIII, 1907.)
—, H., Der Laubwechsel in unseren Breiten u. in den Tropen. (Aus d. Natur III, 1907—08.)
—, H., Versuche über die Ernährung der Mistel. (Naturwiss. Zeitschr. für Forst u. Landwirtsch. XI, 1913.)
—, Winkler, H. u. Zimmer, C., Eine akademische Studienfahrt nach Ostafrika. Breslau 1912.
Wohltmann, F., Die natürlichen Faktoren der trop. Agrikultur. Leipzig 1892.
Wright, H., Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. (Ann. of Roy. Bot. Gard., Paradeniya. II, 1904.)

Literaturverzeichnis zur Abteilung „Pflanzengeographie (S. 119—243)".

De Candolle, A. P., Géographie botanique raisonnée. Paris. 1855.
Diels, L., Pflanzengeographie. Leipzig. Sammlung Göschen. 1908.
Drude, O., Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart. 1890.
Engler, A., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig. I. 1879. II. 1882.
—, A., Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. Humboldt Centenar-Schrift der Ges. für Erdkunde zu Berlin. 1899.
Graebner, P., Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig. 1910.
Grisebach, A., Die Vegetation der Erde. Leipzig. 1872.
Karsten, G. und H. Schenk, Vegetationsbilder. Jena. Seit 1903.
Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena. 1898.
Solms-Laubach, H., Graf zu. Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie in kurzer Darstellung. Leipzig. 1905.
Warming, E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 2. Aufl. der Deutschen Ausgabe, bearbeitet von P. Graebner. Berlin. 1902.

Register.

Alle mit einem Sternchen (*) bezeichneten Ziffern verweisen auf eine Abbildung im Text.

Abdrücke (foss. Pflanzen-) 11.
Abies 98. 139. 204. 206. 225.
Abietineen 78. 80. 82. 86. 93. 97.
Acacia 139. 157. 166. 167.* 171. 260. 292. 370.
— cornigera 386.
— dealbata 310.
— horrida 494.
— seyal 490.
— songwensis 490.
— spirocarpa 490.
— stenocarpa 490.
— tortilis 490.
— zanzibarica 373.*
Acaena 138.
Acalypha 490.
Acanthaceen 169.
Acanthophoenix 410.*
Acanthorrhiza 408. 410.*
Acanthosicyos 165.*
Acer 211.
— tataricum 110.
— trilobatum 107.*
Achillea 219.
Achsenfadenranker 344.
Achsenklettrer 343.
Aciachne 228. 229.*
Ackerunkräuter 144.
Aconitum 239.
Actiniopteris radiata 404.
Adansonia 169. 170.* 255. 256.* 442.
— digitata 442.
— -Savanne 490.
Adelgras 217.
Adenia 170. 171.* 443.
— globosa 279.* 379. 381. 443. 485.
Adenium 443.
— somalense 280.
Adenocarpus Mannii 501.
Aderungsformen der Farnblätter 31.
Adiantites 34.
Adiantopsis 404.
Adlerfarn 209. 404.
Adonis 173.
Adventivpflanzen 122.
Aechmea 196. 360.
Aegiceras majus 460.
Aërenchym 183.
Aerides 318.
— compressum 355.
— minimum 355.
Aerobryidium 399.
Aerobryopsis 399.
Aerobryum 399.
Aeschynomene 192. 262.
Aesculus 211. 459.
Aethophyllum 93.
Aetna 225.
Affenbrotbaum 169. 255—256.* 280. 491. 495.*
Affenstiege 342. 346.
Agathis 68. 93. 205. 406.
Agauria 475. 501.
Agave 162. 297. 421.
— americana 123. 322.
— filifera 298.* 438.
— rigida var. sisalana 423.*
Agrostemma 144.
Agrostis 185. 217. 218. 226. 227.
Ahorn 102. 210.
— tatarischer 110.
Ailanthus 238.
Aira 185. 202. 218.
Aizoon 281.
Ajuga 134.
Akanthaceen 252. 289. 295. 373. 438. 479. 490. 493.
Akaziendornbusch 371.
Akaziendornwald 485.
Akaziensavanne 490.
Alang-Steppe 390.* 491.*
Alaska (Tertiär) 107.
Albertia 68.
Albizzia 447. 483.
— hypoleuca 478.
— Lebbek 315.
— molluccana 253. 312.
Alchemilla 225—227.
Aldrovanda 129. 182.
Aldrovandie 375.
Alethopteriden 47—49.
Alethopteris 47. 48.*
Alisma 182. 183.
Allium 156. 173. 241.
Allochthonie (der Steinkohle) 60.
Alloiopteris 45.*
Alluvialwald 474.
Alluvium. Flora des 111.
Alnus 108. 111. 231.
— Kefersteini 102.*
Alocasia 429.
— odora 381.
Aloe 166. 270. 297. 322. 421. 422.* 423. 428.* 484.
— dichotoma 442.
Aloe, hundertjährige 322.
Alpen (Trias) 28. 70.
Alpenaurikel 221.
Alpenglöckchen 219.
Alpenmatten 217—219.
Alpenmohn 222.* 224.
Alpenpflanzen 213.
Alpenprimeln 217.
Alpenrispengras 217.
Alpenrosen 214. 215. 216.
Alpenweiden 216.
Alpenwucherblume 219.
Alpine Pflanzenformation der Tropen 500—504.
Alsinodendron 253.
Alsophila 402.*
— arbuscula 405.
Alsophila armata 405.
— antarctica 405.
— ramispina 403.
Alstonia 464.
Altafrikanische Flora 243.
Alternanthera maritima 505.
Altfarne s. Archäopteriden
Altingia excelsa 444.
Amarantaceen 488.*
Amarnlidaceen 261.
Amazonas 198.
Ambadsch 192. 508.
Ameisenbrötchen 386. 387.
Ameisenpflanzen 383—398.
Ameisenwohnungen 384.
Amherstia 288. 299.
— nobilis 253.
Ammocharis 493.
Amorphophallus 323. 428.
— amabilis 381.
— campanulatus 429.
Ampelopsis 211.
Anabasis 159. 160.* 180.
Anacampseros 269.
— telephiastrum 278.
Anacardium occidentale 483.
Anagallis 144.
Ananasfarbiazeen 307. 318. 324. 465. 490.
Ananas 278. 423.
Anastatica 155. 156.*
Ancistrophyllum secundiflorum 337.* 339.
Anden 226.
Andorn 145.
Andromeda 185. 186.* 211.
Andropogon 132. 168. 169. 171. 226. 277. 488.
— sorghum 424.
Androsace 141. 221. 223.* 224. 240.
Aneliema 305.
Aneimia 404.
Anemochor 129.
Anemone 139. 220. 217. 242.
Angelica 241.
Angers (Unter-Silur) 16.
Angiospermen 121.
Angraecum sesquipedale 381.
Ankömmlinge 122.
Annularia 37. 54.*
— radiata 54.*
— stellata 54.
Anodendron paniculatum 345.
Anomopteris Mougeoti 68.
Anomozamites 75. 79. 94.
Anona muricata 385.
— senegalensis 489.
Anonaceen 324. 343. 344.
Anpassung 152.
Antagonistische Symbiose 372.
Antarktisches Element 243.
Anthistiria 424.
Anthochloa 228. 229.*
Anthocleista 447.
Anthoxanthum 263—266. 295—297.
Anthurium 261. 381. 428. 430.
— crystallinum 291.
Apama 348.
Apennin 225.
Apetalen 89.
Apfel, wilder 210.
Aphlebien 47.* 329. 403.
Aphlebioide Federn 47.
Apocynaceen 95. 307. 439. 464. 469.
Appetitfärbung 380.
Aquatorialwald 471.
Arabis 225. 240. 242.
— albida 503.
Araceen 254. 261. 285. 291. 295. 297. 351.* 353. 355. 428. 479.
—, epiphytische 195.
Araliaephyllum 89.
Araliaceen 353. 447. 475. 480.
Araliengewächse 91. 92.
Araucaria 205.
— chinensis 79.
— imbricata 78.
Araukarieen 68.
Arbutus 173.
Archäopteriden 34.*
Archaeopteris 31. 33.*
Archichlamydeen 89.
Arctostaphylos 216.
Areca 411.
Arenaria 219.
Arenga 411. 457.*
— saccharifera 257.*
Argyrodendron 448.
Arjona 372.
Arillus 380.
Arisaema filiforme 381.
Aristida 157. 158. 169. 277. 493.
— oligantha 393.
Aristolochia 348. 469.
— gigas 311.*
— Goldieana 381.
Aristolochiaceen 324. 348.
Arktis 233—238.
Arktotertiäre Flora 238—239.
— (Problem) 113.
Armleuchtergewächse 81.
Armorikanisches Gebirge 61.
Artabotrys 346.*
Artemisia 145. 240. 276.
Arthotaxis 80.

Arthotaxites 80.
Arthrocnemon 180.
Arthrostylidium 426.
Artisia 68.*
Artocarpus 92.
— incisa 285. 327.
— integrifolia 327.
Arve 131. 204. 205.
Asclepiadaceen 339. 351. 363. 432. 439.
Asparageen 438.
Asparagus 173.
Asperula 208.
Aspidistra 467.
Aspidium 402.
— decursive pinnatum 49.
Aspidosperma 168.
Asplenium 136.
— holophlebium 401.
— nidus 290.* 354.* 358. 401. 458.*
— obtusifolium 365.
Aster 217.
Asterocalamites scrobiculatus 35.* 54.
Asterophyllites 37. 54.*
— longifolius 54.*
Astragalus 167. 225. 373.
Astrocarya 408.
Astrocaryum 198.
Athcrurus tripartitus 381.
Atriplex 145.
Ausläufer 134.
Ausschleudern der Samen 133.
Australes Florenelement 243.
Australien 63. 64.
—, (Perm) 13.
Australisch-neuholländisches Element in der europ. Tertiärflora 102. 113.
Autun (Frankr.) 13.
Autochthone (der Steinkohle) 60.
Avicennia 318. 454. 455. 459. 461. 502.
— officinalis 460.
Azolla filiculoides 508.
Azorella 138. 223. 229.* 232. 233.

Baccaurea 323.* 324. 325.
Baccharis 232
Bactris 261.
Baiera 59. 67.
— Münsteriana 77.
Balanites aegyptiaca 260. 480.
Balanophoraceen 369.
Ballota 145.
Bambus 345.
Bambusa arundinacea 321.
— villosula 426.
Bambusen 253. 261. 423—426.*
Bambuswald 476—477.*
Bananen 322.
Bananengewächse 419.
Banisterien 103.
Banyan 445.
Baobab 169. 491.
Barbella 399.
Bäreninsel, (Devon) 29.
Barteria fistulosa 384.
Bartflechten 389.*
Basellaceen 348.
Bauhinia 262. 342.* 344. 346—349. 490.
— megalandra 382.
— reticulata 492.
Baumfarn 401.* 402.* 405.
Baumförmige Kompositen 430.
Baum der Reisenden 419.*
Baumgrenze 212. 213.
— der Arktis 234. 235.
Baumsavanne 393.* 489. 490. 492.*
Baumwollkapsel 128.*
Baumwurzer 354.
Bayreuth 70.
Bazillarien 105.*
Beaumontia grandiflora 345.
Begoniaceen 291. 356.
Begonien 295.
Beinbruchsteine 17.*
Befestigungskörper 379. 381.
Belgien (Devon) 29.
— (Wealden) 81.
Belitsche Körperchen 383.
Bennettitaceen 76. 81. 83.
Bennettites 76.*
Berardia 142.
Berberitze 231.
Berghahnenfuß 217.
Bergkiefer 108.
Bergwald 500.*
Berlinia 306. 469. 483.
Bernstein 97.
Bernsteinbäume 98.
Bernstein, Blütenreste im 98. 99.*
Bernsteineinschlüsse 14. 99.*
Bernsteinkiefer 98.
Bernsteinwald, allgemeines 99 ff.
Bertholletia 444.
Bestäubung 380—383.
Betula 185. 209. 210. 236.
— nana 110.*
Bidens 132.
Bignonia unguis 342. 345.
Bignoniaceen 196. 304. 339. 342. 348. 465.
Bilobites 18.*
Bilsenkraut 145.
Binnenbecken (der Steinkohlenzeit) 61.
Bingelkraut 464.
Biophytum 262.
— sensitivum 300.
Biotische Faktoren 337.
Birke 102. 108. 111. 209. 210.
Birne, wilde 210.
Bitterklee 185.
Blaeria 226.
— Meyeri Johannis 386.* 501.
Blattfadenranker 343.
Blattkletterer 342.
Blattknollen 361.
Blattmosaik 53. 347.
Blattrot 263.
Blauglanz 267.
Blaugrashalde 218.
Blechnum 399.
— orientale 263.
— spicant 402.
— tabulare 402.
— volubile 401.
Blutberberitze 264.
Blutbuche 264.
Bluthasel 264.
Blütenarmut bestropischen Regenwaldes 469.
Bodenvegetation 304.*
Bodenverhältnisse in den Tropen 332—336.
Böhmen (Devon) 29 ff.
— (Kreide) 91. 92.
Boehmeria ramiflora 327.
Bolbophyllum 360.
Bolivien 231—232.
Bombax 442.
— buonopozense 313.
— malabaricum 317.
Bombacaceen 324.
Borassus 407. 408 409.*
— flabellifer. var. aethiopica 490.
Borassus-Savanne 490.
Borstgras 218.
Borstgrasmatte 224.
Boswellia papyrifera 480.
Bothrodendron 12.* 29.* 39.
Bowenia 75.
Brachyphyllum 80.
Brachsenkraut s. Isoëtes
Brachystegia 483
Brasenia peltata 109.
Brauner Jura 21.
Braunjuraflora 79.
bridelia 499.
Brochinia 422.
— cordylinoides 423.
Bromeliaceen 278. 297. 351. 360. 422.
— epiphytische 196.
Brosimum galactodendron 439.
Brotfruchtbaum 327.
— s. Artocarpus
Brownea 299. 448.
Bruguiera caryophyllata 459.
— gymnorrhiza 459.
Brunswigia 493.
Brüssel (Gozan) 95.
Buche (Rotbuche) 111. 207. 208.
Buchsbaum 108.
Buddleia 230.
Bulbophyllum minutissimum 361. 364.
— Odoardi 364.
Buntsandstein 21.
Buntsandsteinflora 67—69.
Buphane 493.
Burmanniaceen 368.
Büschelgrasformation 230.
Büschgrassteppe 489.
Büschelgräser 424.
Büttneriaceen 346.
Buritt-Palme 169.
Burseraceen 318. 483.
Butomus 184.
Buxus 138.
Cadaba 490.
Caesalpinia 292.
Caju 483.
Cakile 176. 178.
Caladium 429.
Calamagrostis 178. 209. 230.
Calamiten 35 ff. 54.
Calamites Suckowi 53.*
— transitionis 35.*
Calamostachys 53.
Calamus 200.
— angustifolius 346.
— extensus 345.
— heteroideus 338.*
— rudentum 407.
— Zollingeri 337.*
Calla 185.
— palustris 381.
Callipteridium 48.
Callipteris 48. 49.* 62. 66.
— conferta 49.*
— curretiensis 49.*
— Martinsi 66.
Callitris 93.
— Reichii 93.
Calluna 174.* 175. 179. 224.
Caltha 185.
Calycanthus 239.
Calycotome 173.
Campanula 217. 218. 222.* 223. 240.
Campos 168—169.
Canavalia 505.
Capoes 483.
Capparidaceen 480.
Capparis 480.
— spinosa 463.
Caragana 50.
Caralluma 437. 485.
Carapa obovata 459.
— moluccensis 459. 460.
Cardamine 182. 218. 235.
Cardiopteris 34.*
Carduus 502.
Carex 184.* 185. 218. 226. 230.
Carica 449.
— papaya 382.* 395. 440.* 447.
Carludovica 262.
— palmata 413.
Carnaubapalme 408.
Carpinus 210.
Caryophyllaceae 129.
Caryota 411. 477.
Cäsalpiniotdeen 299.
Cassia 253. 262. 483.
— nodosa 316.
Cassiope 238.
Cassytha 130. 368.
Castanea 102.
Castilloa 449.
Casuarina 171. 340. 483.
Catalpa 104.
Catasetum 360.
Catinga 164. 486.
Cattleya gigas 310.
Caulopteris 42.
Cavanillesia 164. 348. 486.
— arborea 442.
Cecropia 386. 447.
— adenopus 386.
Cedrela odorata 312.
Cedrus 82.
Ceiba 198. 370. 442. 445.
— pentandra 311. 313. 315. 318. 448. 451. 462.
Cejaregion 230.
Cetropien 197. 199.
Celastraceen 490.
Cenchrus 132.
Centaurea 131. 144.
Cephalocereus senilis 432.* 433.
Cephalotaxus 206.
Cephalotus 378.
Cerastium 238. 502.
Ceratonia siliqua 50.
Ceratophyllum 182.
Ceratopteris thalictroides 403. 507.
Cercis 324.
— siliquastrum 110.
Cereus 160. 161. 162.* 232.* 483. 486.
— gemmatus 434.
— giganteus 432.
— megalanthus 434.
— nycticalis 333.* 339. 433.
Ceriops 459.
Ceropegia Gardneri 340.
— Woodii 361. 363.*
Ceropegien 363.
Cespedesia Bomplandii 447.
Cetraria 218. 236.
Challenger-Expedition 149.
Chamaedorea 407. 409.
Characeen 29. 87.
Cheilantes 404. 503.
— andina 404.
— farinosa 404.
— Matthewsii 404.
Cheirolepis 78.
Chemnitz (Rotlieg.) 13. 42.
Chenopodiaceae 177.
Chenopodium 145.
Cherleria 221.
China 77. 79.
Chique-Chique 164.
Chlorophora excelsa 324.
Chondriten 18.
Choripetalen 89.
Chorisia 164.* 442. 486.
Chrysolepideen 365.
Chrysanthemum 124.
— leucanthemum 381.
Chrysodium aureum 261. 455.
Chrysophyllum 327.
Chrysoplenium 381.
Chuquiragua 230.
Chusquea 426. 476.
Cicuta 184

Cinnamomum 99.* 101.* 448.
Cinchona 448. 474.
Cissus 166., 296.* 369. 438. 485.
— Kramerianus 443.
Cistus 173.
Citrullus 155.
Citrus 331.
Cladonia 175. 218. 236.
Cladophlebis 72. 82.
Clathropteris 72.
Clematis vitalba 342.
Cleome 158.*
Clerodendron Minahassae 305. 380.
Clusia 353.
Clusiaceen 353.
Coal-balls (Dolomitknollen) 13. 60.*
Coccinea Engleri 380. 467.*
Coccoloba 448.
— uvifera 261.
Cocos 168. 407. 411.
— lilliputana 409.
Codonanthe formicarum 362.
Coffea arbica 289.
Cola pachycarpa 323.
Colchicum 218.
Collomia 123.
Colocasia 429.
— indica 429.*
Comandra 372.
Combretum 197. 313. 338. 483. 491. 492.
— Hartmannianum 291.
Commiphora 492.
Coompassia excelsa 435. 444. 451. 464.
Comptonia s. Myrica asplenifolia.
Coniopteris hymenophylloides 79.
Connaraceen 299.
Conocephalus 350.*
Convallaria 208.
Convolvulaceen 348.
Convolvulus 276.
Copernicia cerifera 408.
Corallorrhiza 207.
Cordaianthus 58.*
Cordaites 57.* 58.
Cordia nodosa 385. 392.
Cordyline 371. 418.
Corydalis 173. 202. 225.
Corylus 210.
— avellana 106.
Corypha 407. 411.
— gebanga 412.
Costus 426. 427.
Cotyledon crystata 279.
Covellia 380.
Crassula decipiens 279.
Crataegus 210.
Credneria subrhomboidea 91.
— triacuminata 90.*
Crepis 217. 502.
Crinum 506.
Cryptanthus Beukeri 297.
Cryptomeria 206.
Cryptosperma senegalense 509. 510.
Cruciferae 129.
Cryptomeria 67.
Culcasia scandens 430. 465.*
Culcitium 431. 503.
Curatella 168.
Cuscuta 368.
Cyatheaceen 402.
Cyathea 401.*
— Beyrichiana 403.
— Boivini 403.
— dealbata 405.
— Gardneri 405.
— medullaris 405.
Cycadeoidea 83.*
— dacotensis 83.*
Cycadocephalus 79.
Cycadolilices 58.
Cycas 74.* 75. 211. 413.
— Steenstrupi s. Pseudocycas.
Cyclanthaceen 413. 453.
Cyclimorpha 451.
— parviflora 446.*
Cyclocrinus 27.*
Cyclopteris 50.
— digitata s. Baiera.
Cyclostigma 29.*
Cytadaceen 406. 413.
Cymbidium 360.
Cymbopogon 488.
Cynometra 265. 299.
Cyperus papyrus 508.
Cypripedium 208.
— Lawrenceanum 297.
Cyrtopodium 361.
Cyrtosperma Afzelii 430.
Cytisus 276.
Cynara 124.
Czekanowskia 77.
Dacrydium 201. 500.
Dalbergia melanoxylon 483.
Dammara s. Agathis
Danaeopsis 71.
Dänemark (Interglazial) 109.
Danthonia 155. 171. 226.
Daphne 138.
Dasyliriaceen 27.* 28. 70.*
Dasyliriou 418. 430.
Datura 145.
Davallia 401.
Deister 81.
Delebpalme 490.
Delphinium 144. 239.
Dendriten 15.*
Dendrobium crumenatum 320.
Dendrocalamus 253.
— giganteus 425.
Dendrosicyos socotrana 443.
Deutschland (Buntsandstein) 69.
— (Devon) 29.
Deutsch-Südwestafrika 165—167.
Deverra 159. 160.*
Devon 20
Devonflora 29 ff.
Dewalquea 92.* 95.
— aquisgranensis 92.*
— gelindonensis 95.
Diapensia 234.
Diatomeen 81.
Dicksonia 201.
— antarctica 405.
Dictyophyllum 71. 72.*
— Roemeri 82.
Dictyozamites 12.* 75.
Diefenbachia 261.
— picta 297.
Dikotyledonen, älteste 83. 87.
Diluvialflora 108.
Diluvium 22.
Dioscorea 340. 345.
Dioskoreaceen 348. 438.
Diospyros 320.
Diphaca 490. 492.
Diploporen 70.*
Diplotmema 46.
Dipteris conjugata 405.
— Wallichii 405.
Dipterokarpaceen 344. 465.
Dischidia 358. 361. 363. 385. 480.
— imbricata 341.
Dodonaea vicosa 270.
Dogger 21.
Doggerflora s. Braunjuraflora 79.
Dolomitknollen s. coal-balls
Donezgebiet (Rußland) 41.
Doppelmaschenaberung 31. 72.*
Dornbusch 170. 371*—373. 485. 488.*
Dornwald 371*—373. 483.
Dorstenia gigas 443.
Dorycnium 174.
Douglasia 234.
Draba 221. 227. 234. 235. 237.
Dracaena 239. 242.* 243. 416. 430. 465.*
— Cinnabari 418.
— draco 418. 419.*
— schizantha 418.
Drachenbäume 442.
Dracontium 323. 428.
— gigas 429.
Drosera 187.
Dryas 216. 234. 237.* 238. 241.
— octopetala 111.*
Drymoglossum 355. 480.
— nummulariifolium 363.
— piloselloides 363.
Drynaria 358—359.* 401.
— Linnaei 398.
— quercifolia 398.
— rigidula 398.
Dryobalanops aromatica 265.
Dryophyllum 91.* 92.* 95.
— Dewalquei 95.
Dulichium spathaceum 109.
Dumpalme 412.
Dumpalmen-Savanne 490. 494.*
Dünen 178.
Durian 329.
Durio testudinarum 324.
— zibethinus 306. 324. 329. 447.*
Duvalia 437.
Dyas 21.
Dyckia 423.
Ebenaceen 307.
Ebenholzgewächse 104.
Eberesche 210.
Ebersdorf (Kulm) 34.
Eeballium 133.
Echinocactus 432.
— robustus 434.
— Williamsii 436.
Echinocereus 432.
— conglomeratus 434.
Echinopsis 432.
— paraguayensis 277.*
Echinostrobus Sternbergi 80.
Ectadium virgatum 498.
Ectozoma Ulei 362.
Edaphische Formation 332.
Edelkastanie 211.
Edeltanne 204.
Edelweiß 141. 219. 241.
Ehrenpreis 144.
Eibe 204.*
Eiche 107. 108. 208. 209.
Eichengestrüpp in Jütland 144.*
Eichhornia 192.
— crassipes 507.
Einwanderer 123.
Eisenhut 239.
Eiszeit 239—242.
— s. Diluvium 21.
—, Flora der 108.
Elaeis 411.
— guineensis 267.* 462.
Elaiosome 131.
Elaphoglossum 401.
Elaphroxylon 508.
Elatostema 267.
Elefantengras 424.
Elettaria cardamomum 427.*
Elodea 123.
Elsbeere 210.
Elymus 178.
Embaiba 199.
Empetrum 179. 238.
Encephalartos Gorceixianus 106.
Endemismus 136. 138. 139—142.
England (Jura) 78. 79.
Entada polystachya 345.
— scandens 342. 480.
Entlaubungsperiode 318.
Enzian 217.
EuzideroxylonZwageri 449.*
Eophyton 18.
Eopteris 16.* 29.
Eozänflora 95.
Eperua falcata 382.
Epharmose 153.
Ephedra americana 504.
Ephemere Arten 155.
Epidendron ionosmum 383.
Epidermis-Präparate foss. Pflanzen 12.
Epiphyllen 364—367. 398. 434.
Epiphyten 195.
Epiphytismus 349—364.
Episcia bicolor 252.
Equisetites 68.
— arenaceus 73.
— columnaris 79.
Equisetum 68. 185.
Eragrostis 122. 165. 226. 488.
Eranthis 202.
Erdbeerbaum 173.
Erdstachelnuß 132.
Erebus und Terror 149.
Erechtites 514.
Erhaltungszustände foss. Pflanzen 10. 39.
Erica 138. 139. 176. 179. 225. 243. 360.
— arborea 501.
Ericaceen 104. 110. 277. 475.
Ericinella 226.
— Mannii 501.
Erigeron 134.
Erioid 277.
Eriocaulon septangulare 109.
Eriophorum 185. 187.* 188.*
Eritrichium 220. 237.
Erlangen 70.
Erle s. Alnus
Erlensumpfmoor 185.
Eryngium 179.
Erythrina 253. 313. 318. 483.
Erythrophyll 263.
Escada dos macacos 197.
Esche s. Fraxinus 104.
Esche 210.
Espeletia 431. 503.
Etagenaufbau 285.*
Etagenkrone 451.
Euböa 86. 106.
Eucalamites 54.
Eucalyptus 92. 139. 171. 207. 243. 253. 254.* 260. 483.
Euchlaena 423.
Euphorbia 158.* 373. 485. 505.
— bureana 437.
— caput Medusae 436.
— Hermentiana 275.*
— Huberti 484.*
— meloformis 436.
— Schimperi 434.
— tirucalli 370. 434.
— virosa 276.* 487.
Euphorbiaceen 318. 324. 385. 432. 439. 464.
Euphorbien-Dornwald 485.
Euryale ferox 109.
Euterpe 411.
Evolutionslehre 120.
Evonymus 210. 211.
— europaeus 380.
Exostema 381.
Extranuptiale Nektarien 395.
Fächeraderung 31.
Fächerpalmen 96*. 101.

Fagus 207. 208.
Faltlands-Inseln 64.
Farne 350.
Farne der ozeanischen Inseln 136—137.
Faserkohle(Holzkohle)11.60.
Faulschlamm 184.
Faurea 492.
Federgras 172.*
Feigenbaum s. Ficus carica.
Feigwurz 202.
Felsflora 220—222.
Felsenfluren der Arktis 236.
Felsenheide 174.
Fensterblätter 268.
Festuca 218. 226. 227. 230.
Fettschbohne 505.
Fettkraut 375.
Fichte 203.
— s. Picea.
Fichtenspargel 207.
Ficophyllum 89.
Ficus 130. 152. 196. 200. 260. 314.* 318. 325. 327. 331. 339. 347. 353. 361.* 363. 370. 380. 440. 474. 480.
— Beccarii 324.
— bengalensis 445.
— Benjamina 436.* 437. 445.
— carica 110.
— dahro 445.
— elastica 445.
— geocarpa 324.
— glabella 313. 315.
— hypogaea 324.
— lucida 315.
— religiosa 291. 316.
— Roxburghii 327.
— Schimperi 325.*
— sykomorus 328.*
Fieberaderung 31. 48.*
Fiederpalmen 97.* 101.
Filicium decipiens 312.
Fimmenit 13.
Flacourtiaceen 465.
Flagellaria indica 342.
Fließwüste 16.
Floribundaria 399.
Flöz (Flötz) 28.
Flüggea 490.
Formationen 332.
—, geologische 19. ff.
— Erklärung 23.
Forsythia 148.
Fossile Farne, System 44.
Fossile Pflanzen, Erhaltungsweise 9 ff.
Fouquieria 163.*
Fourcroya 421.
— longaeva 421.
Franken (Mät-Lias) 70ff. 82.
Frankenberg (Kupferschiefer) 67.
Frankfurt a. M. 108.
Frankreich (Buntsandstein) 69.
Franzensbad 105.
Franz-Josefs-Land 78. 80.
Frauenschuh 208.
Frenela 93. 171. 483.
Frenelopsis 93.
Freycinetia strobilacea 339. 379. 381. 413. 417.* 477.
Froschkraut, flutendes 152.
Froschlöffel 182.
Frostspuren im Miozän106.
Fuchsschwanz 145.
Fucoiden 18.
Fucoides digitatus 67.
Fumaria 342.
Fünfkirchen 70.
Fußförmige Verzweigung 71
Futterhaare 378.
Futterwarzen 379.
Gabelungen an Farnwedeln 49.
Gagea 173.
Gagel 475.
Gagelstrauch s. Myrica.
Galadendron 370.
Galeopsis 144.
Galeriewald 336. 474.
Galizien (Keuper) 73.
Gangamopteris 63.
Gänsefuß 145.
Garcinia 448.
— xanthochymos 312. 315.
Gardenia 104. 240. 381.
— Thunbergii 491.
Garique 174.
Garuga 448.
Gaucheil 144.
Gebietsformationen 332.
Gelbblatt 380.
Gelegenheitsepiphyten 356.
Gelenkpolster 349.
Gelinden 91. 92. 95.
Gemskresse, Alpen- 219.
Genista 173. 276.
Genlisea 375.
Gentiana 217. 220. 225. 227. 239—242.
Gentianaceen 368.
Geonoma 407. 409. 465.
Geranium 209. 502.
— arboreum 253.
Geröllpflanzen 222—224.
Gesfneraceen 252. 295. 324. 351. 356.
Geum 185.
Gewalt tropischer Regen 273.
Gigantochloa 426.
Gigantopteris nicotianaefolia 78.
Ginkgo 59. 67. 77. 108. 141.*
— adiantoides 97.
— digitata 77.* 79.
Ginkgophyten (Ginkgobäume) 67. 85.
Glaux 177.
Glazialrelikte 241.
Glebitschie 210.
Gleichenia 400. 404.
Gletscherbahnenfuß 224.
Gloriosa 342.
Glossolepis 323.
Glossopteris 51.*
Glossopteris-Flora oder Fazies 51. 63. 84.
Glyceria 184.
Glyptolepis 78.
Glyptostrobus 93. 106.
— europaeus 97. 98.*
— heterophyllus 97. 98.
Gnaphalium 219.
Gneisformation 19.
Gnetum 332.
Gnidia 490.
Goldpippau 217.
Gonathanthus 429.
Gonatopus 428.
Gondwana-Flora, obere 84.
— -Land 63.
Gonocarium pyriforme 303.
Gossypium 397.
Gottvergeß 145.
Gramatophyllum speciosum 360. 361.
Granatapfel 108. 239.
Graphit 19.
Grasbäume 418.
Grasland 486—493.
Greifenhaupt 432. 433.
Grevillea 253.
Grinnelland 107. 113.
Gröden (Schichten) 66.
Grönland 234. 238.
— (Kreide) 86. 87. 90 ff. 107. 113.
Großbritannien 138.
Grünlandmoor 185.
Guineawald 471.
Guttiferen 307. 353. 465.
Guzmannia tricolor 423.
Gymnosporia 492.
Gymnopteris metallica 267.
Haastia 233.
Habenaria 381.
Haberlea 142.
Haemanthus 493.
Haftscheiben 343.
Hagenia 225.
Hainbuche 111. 210.
Hainschen (Kulm) 34.
Hakentrimmer 343. 346.*
Halb-Epiphyten 353.
Halbparasiten 369.
Halleria lucida 324. 326.
Halocnemon 180.
Halophile Formationen 176—181.
Halophyten 176.
Haloxylon 181.
— scoparium 463.
Haliserites 29.*
Hamamelidaceen 102.
Hamamelis 210. 211. 239.
Hängeblätter 264. 285.* 299.
Hängemoose 399.
Hängesprosse 399.
Haptocarpum 344.
Hara (Kreide) 90.
— (Stur) 29.
Haselnuß 102. 106. 108. 111.
Haufentrone 293.* 450.
Hauswurz 134. 221.
Hautfarne 294. 399. 475.
Hawaii-Inseln 136.
Haworthia 268.
Hechtia 163. 422. 453. 498.*
Hedychium 427.
Heide 174—175.
Heidekraut 174.* 175.
Heidekrautgewächse oder -Familie 104.
Heidesteppe 494.
Heliotropium 505.
Helleborus 71. 138.
Helm 178.
Hemi-Epiphyten 353.
Hemitelia 201.
— capensis 402.
— riparia 403.
— setosa 403.
— Smithii 405.
Henslowia 372.
Hepatica 139. 202. 242.
Herbstzeitlose 218.
Heterosporie s. Verschiedensporigkeit
Hevea 197.* 198. 199. 441. 490.
— brasiliensis 285.* 451.
Hibiscus 370.
— Geroldianus 397.
— rosa-sinensis 396.
— tiliaceus 318. 397. 455.
— vulpinus 397.
Hickory 210.
Hieracium 140.
Hildesheim 80.
Himalaja 226.
Himmelsherold 220.
Hippokrateaceen 343.
Hirschhornfarn 358.
Hochgrassavanne 488.
Hochmoor 111. 186—189.
Höhengrenzen der Anden 227.
— der Arktis 235.
Höhenwald 225. 474.
Hohlzahn 144.
Holunder 130.
— s. Sambucus
Holzkohle (fossile) 60.
Hoodia 437.
Hopea 321. 448.
Hordeum 124.
Hortisegge 218.
Hostim 39.
Hostimella 32.*
Höttingen bei Innsbruck 110.
Höttinger Breccie 110.
Hoya 340. 480.
Hülsenfruchtler s. Leguminosen 102.
Humusmangel in tropischen Böden 324.
Humussäuren 185.
Hutchinsia 219.
Hydathoden 194. 303.
Hydnophytum 362. 385.
Hydnoraceen 360.
Hydrocharis 185.
Hydrocotyle 505.
— ranunculoides 508.
Hydropterangium 73.
Hydropteriden 52. 73.
Hydrosme 428.
Hygromegathermen 249.
Hygrophile Formationen 181—193.
Hylaea 198. 471.
Hymenanthera 371.
Hymenophyllum 138.
Hymenophyllaceen 294. 355. 399. 476.
Hyoscyamus 145.
Hypericum 500.
— kiboense 501.
Hyphaene 409. 412. 415. 490.
— Bussei 490.
— coriacea 301.* 490. 494.*
— guineensis 490.
— thebaica 490.
— ventricosa 490.
Hypnum 185.
Hysterites 106.
Ichnanthus 424.
Igapo 198. 199.*
Ilex 242.
Imbauva 199.
Immergrüner, tropischer Regenwald 464—476.
Impatiens 124. 133. 225.
— tricornis 397.
Imperata Königii 390.*
— arundinacea 514.
Ingramsdorf b. Breslau 110.
Intohlung 12.
Intrusiate 17.*
Insektenfressende Pflanzen 375.
Insektivor 375.
Inselfloren 135—139.
Insolation 213.
Interglazialflora 109.
Interglazialzeit 109. 241.
Intrusivstufen 13.
Iochroma 306.
Ionopsis 483.
Ipomoea 179. 340.
— carnosa 505.
— pes caprae 504—506.
Iris 409.
Iris 184. 185.
Irland 18. 28. 29.
Isachne 424.
Ischnosiphon aruma 428.
— obliquus 428.
Isländisches Moos 236.
Isodendron 253.
Isoëtes 69. 105.
Jackbaum 327.
Jagera 448.
Jahresringe 317.
— der fossilen Bäume 62. 80. 85. 96.
Jamesonia 404. 503.
— nivea 404.

Japan (Tertiär) 113.
— (Waelden) 81.
Juanulloa parasitica 305.
Juglandazeen 101.
Juglans 378.
Jungermanniazeen 365.
Juniperus 93. 173. 204. 226. 371. 475.
— procera 470.
Jura 21.
Juraflora 71 ff.
—, klimatisches 85.
Jurinea 396.
Justicia picta 289.
Kabelartiger Bau der Lianenstämme 341.*
Kaffeestrauch 318.
Kalaobaum 299. 318. 324. 326.*
Kaktazeen 279. 339. 432.
Kalkeen 160—161. 367. 373—374.* 352. 364.
Kaladien 295.
Kalahari 166.
Kalamariengewächse s. Calamites.
Kalkpflanzen 216.
Kalmia 211.
Kambrium 20.
Kambrische Flora 26.
Kamellie 211.
Kampferbaum 211.
Kandelaberaloe 166.
Kandelabereuphorbien 434.
Kannazeen 302.
Kannenblumen 376. 377.*
Kannenpflanzen 342.
Känozoische Flora, allgemeines 112 ff.
Kapparidazeen 318. 344. 373. 450. 483.
Kaprifoliazeen 104.
Kapuzinerkresse 342.
Karbon 20. 34 ff.
Karbonflora, Pflanzengeographisches 64 ff.
— s. Steinkohlenflora.
Karbonmoore(Klima,Vegetationsverhältnisse 2c.) 61 ff.
Karikazeen 439.
Karroo 167.
Kastanie (echte) s. Castanea.
Katzchenträger 92. 101.
Kaulflorie 321—332.*
Kaurifichte s. Agathis.
Kautschuk 198.
Keilblattgewächse s. Sphenophyllum.
Kerguelen 101. 114. 138.
Kerguelenkohl 138.
Kermesbeere 130.
Keuper 21.
Keuperflora 71.
Kiefer 175. 203.
— s. Pinus
Kieselalgen s. Diatomeen
Kieselgur 105.*
Kieselpflanzen 216.
Kilimandscharo 225.
Kiltorkan (Irland) 31.
Kleinia 438.
Klette 132.
Kletterorgane 339.
Kletterpalmen 338. 407.409.
Klinge bei Kottbus 109.
Knorria 39.*
Knorriperis 70.
Knieholz 212.* 215.*
Knotenlinien der Kalamiten 35.
Kohle 11. 60 ff.
Kohlrabihäuschen 388.*
Kohlrabtpilz 392.
Kokoshain 412.*
Kokospalme 101. 126. 127.* 261.
Kolbenschosser 369.
Koloquinthe 156.
Kommelinazeen 295. 479.
Kompaßpflanzen 260.
Kompositen 104. 438. 439. 479. 488. 502.
Konarazeen 343. 346.
Königin der Nacht 339. 433.
König-Karls-Land 78. 80.
Königsfarn 209.
Konkretionen 17.*
Konservativer Endemismus 141.
Konvolvulazeen 106.
Korallenwurz 207.
Korbblütler s. Kompositen.
Korkeiche 209.
Kornblume 144.
Kornrade 144.
Korsika 173.
Korthalsia 385.
Kosso 225.
Kotelny, Insel 80.
Krakatau-Inseln 124—126.
Krallenranken 342.
Krautstamm 419.
Kreide 21.
Kreisfarn s. Cyclopteris.
Kriechersprosse 399.
Krummholz 212. 214. 500.
Kruppelgrenze 212.
Krystalline Schiefer 19.
Kugelkronen 449. 450.*
Kuhbaum 439.
Kukurbitazeen 324. 342. 346.
Kulm(kulmische Formation) 34.
Kulmkohlen 34.
Kulturwiesen 218.
Kupferschiefer 66.
Kupressineen 93.
Kupuliferen 92. 101.
Kürbisgewächse 343.
Kurzwurzeln 459.
Kuskibaum 464.
Küsteninseln 138—139.
Kutikula 157.
Laccopteris 72. 82.*
La Celle 110.
Lactuca scariola 260.
Lagenostoma 57.
Lagerstroemia flos reginae 317.
Laguncularia 459.
Lahsia spinosa 430.
Lamium 144.
Lappa 124. 132.
Lappland 235.
Lärche 205.
Larix 205. 206. 211.
Latania 411.
Laterit 333.
Lathyrus 179. 209.
— aphaca 342.
Laubentwässerung 292.
Laubfall 310—316.
Laubmoose 364.
Laubwälder 207—211.
Lauraxeen 90. 368. 446. 465.
Laurus 239.
— nobilis 110.
Lavandula 174.
Lebensbaum s. Thuja
Lebensform 152.
Leberblümchen 202.
Lebermoose 364.
— (fossile) 73.
Leberwurstbaum 382. 483.
Lecythidaxeen 324.
Ledum 185.
Leea amabilis 306.
Legföhre 212.
Leguminosen 169. 324. 343. 346. 464. 488.
Lejeunia 365.
Lemna 182.
Lemnazeen 381.
Lentibulariazeen 375.
Leontopodium 141. 241.
Leontodon 217. 219.
Lepidodendron 39. 54. 55.*
— aculeatum 55.*
— Veltheimi 39.
Lepidium 145.
Lepidophloyos 55.*
Lepidophyten 28. 38 ff. 54.
Lerchensporn 202.
Leucadendron 243.
Leucanthemum 219.
Lianen 196. 337—349.*
Lias 21.
Liasflora 71.
Lichtschirm 263. 266.
Licuala 261.
Liliazeen 261.* 418.
Limoniastrum 158.* 180.
Linaria 222.
Linde 107. 111. 210.
Linopteris 50. 51.*
Linum 295.
— usitatissimum 266.
Liquidambar 102. 103.* 107. 238.
Liriodendron 91. 210. 238. 239.
Livistonia 406.* 471.
Loasazeen 340.
Lobelia rhynchopetala 430. 431.* 504.
— Stuhlmannii 430.
— Volkensii 430.
Lobelien 225. 476.
Lodoicea 126.
— Sechellarum 411.
Logantiazeen 344.
Loiseleuria 216. 234. 236.
Lolium 124.
Lonchopteriden 48.
Lonchopteris 51.
London (Eozän) 95.
Lonicera caprifolium 380.
Loranthazeen 103. 367. 369—371.* 482.
Loranthus europaeus 369.
— Exocarpi 370.
— pendulus 371.
Lorbeerbaum 108. 110.
Lorbeergewächse 89. 95. 108.
Lotosblume 511.
Lotospflanze 261.
Ludovia 413.
Luftgewebe 183.
Luftströmungen, Verbreitung durch 128.
Luftwurzeln 355. 357. 415.* 416. 437.*
Luisiana-Moos 193.
Lumnitzera 459.
Lungenkraut 202.
Lunz (Keuper) 71.
Lurus-Formation 513.*
Lusus naturae s. Naturspiele
Luzula 226.
Lycopodium 218.
— clavatum 37.* 38.
Lycopodites 57.
Lyginopteris 57.
Lygodium 105. 401.
— cernuum 405.
Lykopodiazeen 405.
Macchie 173—174.
Macrosolen Beccarii 370.
Macrosilia cluentius 380.
Macrotropis sumatrana 451.
Macrozamia 413.
Madagaskar 87. 90. 139.
Madenstein 13.
Maerua 490.
Magnolia 210.
Magnoliazeen 91. 102. 107. 324.
Mähren (Kreide) 93.
Maiblume 208.
Maije 192.
Mais 423.
Malm 21.
Malmflora 80.
Malvastrum 227.
Malvazeen 479.
Mamillaria 432. 434.
— Heideri 277.*
Mammutbaum 206.
— s. Sequoia 93.
Mangifera indica 312. 315. 450.
Mangobaum 299. 312. 318.
Mangrove 179—180. 336. 452—464.*
Manihot 440.
Manilloa gemmipara 264.
Mannstreu 179.
Mansfeld 66.
Marantazeen 291. 295. 302. 427.*
Marattia Münsteri s. Taeniopteris Münst.
Marattiazeen 62. 71.
Margegraviazeen 339. 347.
Marckea formicarum 362.
— Peckoltiorum 353.
Marica 320.
Mariopteris muricata 45. 46.
Markhamia 398.
Marrubium 145.
Marseille 86.
Marsilia 129.
Maschenaderung 31. 51.*
Mastixstrauch 173.
Matonia pectinata 82.
Matonidium Goepperti 82.
Matricaria 124.
Matthiola 158.
Mattogrosso 168.
Maulbeerbaum 108.
Mauritia 169. 197.* 407. 412.
— flexuosa 408.
Mazeration (kohliger fossiler Pflanzenreste) 11. 12.*
Mechanische Wirkung tropischer Regen 285.
Maxillaria 378.
— iridifolia 378.
— Lehmanni 379.
— ochroleuca 378.
— rufescens 378.
— villosa 378.
Medinilla Engleri 363.
Meeresströmungen, Verbreitung durch 126.
Megaphyton 42. 43.*
Megathermen 249.
Mehlbeere 210.
Melampyrum pratense 393.
Melastomazeen 291. 295. 304. 324. 339. 350. 353. 356. 389. 394. 502.
Melde 145.
Melia dubia 317.
Meliazeen 367. 465.
Melica 131.
Melkbuschsteppe 487.*
Melocactus 164.
Melocanna bambusoides 426.
Melonenbaum 447.
Memecylon floribundum 396.
Menilit 105.
Menispermazeen 348.
Menispermites 89.*
Menyanthes 185.
Mesembryanthemum 167. 268. 270. 494.
— crystallinum 281—282.
Mesothermen 249.
Mesozoikum (der Pflanzenwelt) 66 ff.
Mesquitebaum 163.
Mesua ferrea 264.
Meteoriopsis 399.
Meteorium 399.

Metroxylon 396.* 409. 411. 413. 421.
— Rumphii 407.
Meum 219.
Miconia 348.
Mikrothermen 249.
Milchkrautweiden 217.
Mimosa 292.
— pudica 264. 287.
Mimoseen 486.
Mimosoideen 318. 373. 438. 469.
Mirity 197.*
Mistwälder 210.
Mistel 131. 369.
— s. Viscum 103.
Mittel der Verdunstungssteigerung 295—298.
Mnium 185
Momanglbaum 324.
Monadenia 485.
Monadelnium 443.
Monochoria 507.
— vaginalis 384.* 396.*
Monsotyledonen 88.
—, älteste 93.
Monotropa 207.
Monsonia alba 282.
— nivea 277.
Monstera 339. 428. 430.
— deliciosa 299.
Monsunwald 477—480.
Moose (fossile) 73. 104.*
Moosprimel 221.
Mooswald 354.* 472.
Mooswälder 399.
Morazeen 324. 353. 356. 439. 465.
Morgenrötefarn (Eopteris) 16. 29.
Morinda 126.*
Mostau (Kulm) 39.
Mucuna 461.
Mulgedium 241.
Müllersche Körperchen 386.
Murraya exotica 320.
Musa 264. 322.
— chinensis 420.
— Holstii 421.
— ulugurensis 463.
Musazeen 302. 419.
Muschelkalk 21.
Muschelkalkflora 70.
Muscites polytrichaceus 73.
Muskatnuß 380.
Mussaenda 469.
Muttern 219.
Mutuelle Symbiose 372. 378—383.
Myombo 483.
Myrianthus arboreus 450.
Myrica 476.
— asplenifolia 102. 103.*
Myriophyllum 182.
Myristica fragans 380.
Myristikazeen 324. 380. 385. 465.
Myrmecodia 362. 371. 385.
— echinata 364.* 365.*
Myrmekochor 131.
Myrmekodomatien 384.
Myrsinazeen 104. 324.
Myrsine africana 501.
Myrtazeen 356. 465. 502.
Myrtengewächse 92.
Nadelwälder 203—207.
Nageliopsis 84. 89.*
Nährstoffgehalt der Urwaldböden 336.
Nardus 218. 224. 277.
Narzas-Pflanze 165.*
Naturspiele 7.
Nebelwald 474.
Negerhirse 424.
Nelumbo nucifera 257.*
— speciosa 511.
Nematophycus 30.
Neocalamites 54. 69.
Neokomflora 82.
Nepenthes 342. 359. 375—378.*
— melamphora 376.
— Rafflesiana 376.
— raja 377.
Nephrodium filix mas 402.
Nephrolepis 361.
Neptunia oleracea 508.
Nereites 18.*
Nerium s. Oleander.
Nesteptyphyten 356—360.
Nestfarne 401.
Nestwurz 207.
Neuland, Besiedelung von 124—126.
Neurada 158. 159.*
Neuropteriden 49 ff.
Neuropteridium 68.
Neuropteris 60.* 61.*
— gigantea 60.*
— heterophylla 51.*
Neu-Seeland 201. 233.
Neu-Sibirien 107.
Nicandra physaloides 305.
Nidularia 423.
Nidularium 146. 360.
— fulgens 362.*
— spathulatum 305.
Niedermoor 185.
Niederschlesien (Kulm) 34.
Nießwurz s. Helleborus.
Nigritella 217.
Nilssonia 75—77.* 94.
— schaumburgensis 82.
— serotina 94.
Nipa 410.
— fruticans 95. 257. 410. 412.
— -Palme 455.
Nipadites 95.
Nischenblätter 358.
Nischenfarne 401.
Nivalpflanzen 220.
Nodaliinen 35.
Nöggerathiopsis 84.
Nolina recurvata 418.
Nopalia 432.
Nordamerika (Kreide) 91.
— (Mitteldevon) 33.
— (Potomacflora) 88 ff.
— (Tertiär) 101 ff.
— (Wealden) 81.
Nothofagus 201. 208. 243.
Nothoiaena 404.
Novaja Semlja 235.
Nuytsia 370.
Nyctaginaceae 263.
Nymphaea 199.* 510.
— lotos 511.*
— stellata 511.*
— Zenkeri 511.
Nymphäazeen 92.
Oasen 496. 499.
Oberschlesien (Karbon) 45. 48. 55.
Obstgartensavanne 491. 497.*
Odontopteris 47. 48.*
— Reichiana 48.*
Odontosoria 400.
Odontospermum 158.
— pygmaeum 505.
Oenothera 179. 122.* 123.
Offne Sümpfe 336.
Ökologie 152. 153.
Olakazeen 344.
Ölbäume 104.
Oldhamia 18.*
Öldrüsen 174.
Olea chrysophylla 293*. 450.
Oleander 95. 104. 108. 401. 402.
Oligozänflora 96.
Ölkörper 131.
Ölpalmen 309.*
Olyra 323.
Ombrophilie 287. 288.
Ombrophobie 287.
Omphalocarpum Radlkoferi 327.
Om Ssuf 191.
Oncidium 360.
— crispum 383.
— Limminghii 360.
Oncosperma filamentosa 261.
Öningen (Schweiz) 103. 106. 107.
Opuntia 123.* 124. 161. 230. 232. 432. 434.
— ficus indica 433.*
— tunicata 432.*
— Scheerii 432.*
Orchideen 291. 295. 297. 318. 363. 371. 381.
—, epiphytische 195.
Orchis 185.
Oreodoxa 407. 411.
— regia 257.* 408.*
Ornithidium divaricatum 379.
Ortsfeln 175.
Oryza sativa 508.
Osaßen, Jurakohlen 70.
Ostindien 63. 64. 84.
Osmothamnus 234.
Osmunda 209.
— lignitum 105.
Osmundazeen 43.
Osyris 173. 372.
Otozamites 94.
Oued 159.
Oxalis 208. 262.
Oxalidaceae 262.
Oxyanthus 381.
Oxytropis 225.
Palaeohepatica 73.
Palaeostachya 53.
Paläobotanik 6.
Paläophytologie 36.
Paläozoikum (der Pflanzenwelt) 25 ff.
Palissya 77.
Palmatopteris furcata 45.*
Palmen 406—413. 414.*
— (fossile) 95—97.
Palmenreste, älteste 92.
Palmenfamen (als Scheinfossilien) 17.
Pampas 493.
Pandanazeen 353. 409. 413.
Pandanus 126. 127.* 261. 409. 413. 415.* 500.
— altissimus 417.
— ceramicus 416.
— dubius 417.
— furcatus 416. 417.
— labyrinthicus 417.
— polycephalus 417.
— radula 392.* 417.
— Solms-Laubachii 417.
— tectorius 417.
— utilis 417.
Panicum 122. 168. 169. 171. 424. 488.
— palmifolium 262.
— spectabile 507.
— sulcatum 262.
Papaver 144. 222. 224. 235. 237.* 241.
Papaveraceen 439.
Papillonazeen 342.
Papillaria 399.
Pappel 107.*
Papyrus 191.* 192. 508 * 509.
Para-Kautschukbaum 299.
Paralische Kohlenbecken 61.
Paralleladerung 31.*
Paramo 502.
Parasitismus 367—372.
Pariana 323.
Parinarium 265. 299.
Pariß 140. 185.
— (Gozän) 95.
Parkia biglobosa 451.
Parkinsonia 163.
Parmentiera cerifera 305. 318. 320. 324.
Parnassia 141.
Passau (Graphit) 19.
Passiflorazeen 324. 344. 346. 432. 438.
Patzea 103.
Pecopteriden 46 ff.*
Pecopteris 47.
— Meriani 71.
— plumosa 47.*
Pedicularis 225.
Peganum harmala 283.
Peireskia 161. 432.
Pelargonium 243. 443.
Pennisetum 489.
— Benthami 424.
— plicatum 462. 467.
Pentas carnea 267.
Peperomia 300.
Periodizität 308.
— im Blühen und Fruchten 317.
Peristeria elata 361.
Perm (formation) 21.
Peronema canescens 513.*
514.
Persea 210.
Pescapraeformation 179. 504. 505.*
Peru 81. 226—230.
Peucedanum 502.
Pfaffenhütchen 380.
Pfeilerwurzel 313.*
Pfeilkraut 182.
Pflanzenbarren 191.
— des Nils 508.
Pflanzengeographie im Karbon 62 ff.
Phacellaria 372.
Phaeomeria 323.
— pyramidosphaera 427.
Phalaris 122.
Phaseolus 340.
Phleum 217.
Philodendron 195. 261. 299. 339. 428.
— melanochrysum 253.
— pinnatifidum 381.
Phippsia 234.
Phoenicites 97.* 101.
Phoenix 409. 413.
— dactylifera 101. 499.
— reclinata 308.*
Phragmites 183.
— communis 510.
Phrygilanthus aphyllus 367.
Phycodes 17.* 27.
Phyllanthus 490.
— emblica 390.*
— fluitans 508.
Phyllocactus 434.
Phyllodoce 234. 238.
Phyllotheca 63.
Phymatidium delicatulum 364.
Physiologische Trockenheit 311.
Physosiphon echinanthus 359.
Phytelephas 410.
Phytobiotische Faktoren 337.
Phytolacca 130.
Picea (Fichte) 98. 108. 111. 139. 203. 206.
Pilocereus 164.
— fulviceps 498.*
Pilularia 129.
Pilze (fossile) 99. 103. 105 —107.*
Pilzgarten 388.*
Pimpinella 502.
Pinus 94. 98. 175. 203.* 206. 207. 212. 214. 225. 242. 406.
— Nathorsti 112.
— silvestris 111. 112.

Pinus Strobus 108.
— succinifera 98.
Piper 339. 348.
— betle 335.*
Piperazeen 295. 348. 389.
Pirola 208.
Pirus 373.
Pisonia alba 263.
Pistacia 173.
Pistia 192.
— stratiotes 430. 508. 511.
Pitcairnia 423.
Plantago 177. 178. 217. 218. 219.
Platanen 91. 107. 210.
Platanthera bifolium 380.
Platycerium 196.358.401.480.
— Willinkii 261—265.*
Pleuromeia 69.*
— Sternbergi 69.*
Pleuropogon 234.
Plioxänflora 108.
Pluckenetia 343.*
Plumiera alba 444.*
Pneumatophoren 458.
Poa 134.* 217. 227. 240.
Podocarpus 84. 201. 206. 211. 225. 406. 475. 500.
— eocenica 95.
Podostemonaceae 183.
Podozamiten 79.
Poinciana 292.
— elata 483.
— regia 311. 316.
Polarweide 110. 236.
Polemonium 237.
Polierschiefer 105.
Pollentorf (Fimmenit) 13.
Polsterpflanzen 159. 221. 228. 232. 233. 237.
Polycarpicae 76. 91.
Polygala 131.
Polygalazeen 343. 368.
Polygonum 152. 218. 507.
Polygonazeen 261. 348.
Polylepis 227. 231.
Polypodium 363. 387. 400.* 401. 480. 483.
— aureum 303.
— bifrons 360.
— heracleum 363. 398.
— Meyenianum 398.
— nigrescens 303.
— squamulosum 404.*
Polyrrhiza 364.
Polytrichum 188.* 236.
Polverschiebungshypothese 113.
Pontederia rotundifolia 507.
Populus latior 107.*
Porana 106.
Portlandia 381.
Portugal (unt. Kreide) 105.
— (Flur) 18.
Portulaca 505.
Posidonienschiefer 81.
Postflorale Kelchvergrößerung 305
Potamogeton 181.
Potentilla 188. 217. 218. 238.
Pothos 430.
Potomaflora 83. 84.
Pourouma 389.
Pourretia 227.
Prärie 172.
Präkambrium 20.
Premna 130.
Primelgewächse 104.
Primula 131. 132.* 133.* 140. 141. 221. 224. 225. 239. 240. 242.
Pringlea 137.* 138.
Produktive Steinkohlenzeit (Prod. Karbon) 34.
Profilstellung 256. 259.
Prosopis 163.
Protea kilimandscharica 501.
Proteazeen im Tertiär 102. 103.*
Protocephyllum 103.*
Protocalamariazeen 37.
Protoepiphyten 356.
Protolepidodendron 30. 32.*
Provinzen der Vegetationszonen 332.
Prunus 210. 371. 373.
Psamma 178.
Psaronius 42.*
Pseudocycas (Ps. Steenstrupi) 86. 94.
Pseudo-Epiphyten 352.
Pseudofossilien s. Scheinfossilien 6. 15 ff.
Pseudosporochnus 30.*
Psilophyton 30.*
Psilotum 405.
Pteridium 209.
— aquilinum 395. 398. 405.
Pteridospermen 57.
Pteris patens 402.
Pterocarpus 483.
Pterophyllum 59. 75.* 94.
Pulmonaria 202.
Puna 502.
Punaregion 227—231.
Punica 239.
Purpur-Enzian 241.
Puya 422. 423.
Pycnophyllum 228. 232.
Pyrenacantha malvifolia 443. 485.
Quadersandstein 21.
Quecke 134.
Quercus 208. 209.
Quesnelia 422. 423.
Quinchamalium 372.
Radula 365. 366.
— Hedingeri 366.
— tjibodensis 366.
Rafflesia Arnoldi 368. 369.
Rafflesiazeen 369.
Ramondia 142.
Randia 381.
Rankenkletterer 341.
Rankenpflanzen 338.
Ranunculus 129. 152.* 184. 202. 217. 218. 220. 223.* 224. 237. 238. 502.
Raoulia 233.
Raphia 409. 455.
Raphidophora 354. 430.
Rasengräser 424.
Rätflora 71.
Rätisch-liasfische Steinkohlenzeit 70.
Raubarś 132.
Raumsymbiose 394.
Rauschbeere 179.
Ravenala 42.*
— madagascariensis 257.* 269.* 260. 380. 419.* 420. 421.
Regenwald 193—201.
Regenzeit 271.*
Remirea maritima 505.
Renggeria comans 353.
Rentierflechte 175. 236.
Restionazeen 243.
Retama 157. 158.
Retambusch 157.
Rhacopteris 34. 41.*
Rhamnazeen 344. 373. 438. 490.
Rhaphidophora 428.
Rheinisches Schiefergebirge 28.
Rhenanthera 355.
Rhipidopsis 85.
Rhipsalis 434.
Rhizocarpon 220. 230.
Rhizocaulon 101.
Rhizophora 179. 318.
Rhododendron 211. 214. 215.* 216. 234. 238. 351. 500.
— ponticum 110.*
Rhonegletscher 129.
Rhopala complicata 483.
Rhoxites longylophora 388.
Rhus oxyacantha 463.
Rhynchosia 346.
Ribes 231.
Riemenmistel 369.
Riesengebirge 212. 224.
Rio Negro 200.
Rippenfarn 402.
Ripple-marks (Wasserfurchen) 16.
Rittersporn 144. 239.
Rizophora 463.* 455—461.
— mangle 454.*
— mucronata 454.
Rohhumus 175.
Röhricht 184.
Rollblätter 277.
Rosa 179.
Rosazeen 346. 464.
Rose von Jericho 505.
Rosettenpflanzen 221. 228. 237.
Roßkastanie 211.
Rotang 338.
Rotangpalmen 337.* 345. 407. 469.*
Rotbuche 108.
Roter Schnee 220.
Rotliegendes 21.
Rottanne 203.
Rottboellia 424.
Rourea 264. 299.
Rubiaceae 270. 295. 344. 351. 356. 362. 381. 385. 394. 464. 469. 490.
Rubus 140.
Ruderalpflanzen 146.
Rügen (Kreide) 17. 21.
Ruhende Knospen 324.
Ruhrkohlenbecken 41.
Rumex 218.
Rußkohle (Holzkohle) 11.
Rußland (Interglazial) 109.
— (Karbon) 12.
— (Wealden) 81.
Rüster 210.
Rutazeen 171. 174. 344. 465.
Rutensträucher 276.
Ruwenzori 225.
Saarbecken (Karbon) 52. 64.
Sabal 101.
— Blackburneana 408.
Sachalin 77. 94.
Saccharum 424.
— officinarum 424.
— spontaneum 424. 489.* 510.
Sachsen (Oligozän) 103.
Sagenopteris 72.*
Sagittaria 182.
Sagopalme 396.* 413.
Sahara 157—160.
Salicornia 176. 177.*
Salinas grandes 231.
Salix 188. 211. 216. 219. 235. 236.
— herbacea 110.
— polaris 110.
— reticulata 110.
Salsola 178.
Salvertia 168.
Salvinia 105.
— auriculata 508.
Salzsteppen 336.
Salzwüsten 180. 336.
Sambucus 99.* 104. 139.
Samengewicht 128.
Samenmäntel 380.
Samenverbreitung 379.
Samland 97. 101.
Samoa 125.*
Samtalanz 298.
Sandstrand 336.
St. Helena 136.
Sanseviera 170. 270. 297. 485.
Santalazeen 370. 372.
Santalum 372.
Sapindazeen 89. 270. 307. 324. 344. 346. 367. 483. 490.
Sapindopsis 89.
Sapotazeen 261. 324. 465.
Sapropel 184.
Saprophyten 207.
Sarcanthus 355.
Sarcinanthus 413.
Sarcocaulon 443.
Sarcophrynium 428.
Sarothamnus 173. 175.
Sarracenia 378.
Sarrazeniazeen 375.
Sassafras cretaceum 89.*
Satureja 295.
— hortensis 266.
Sauerklee 208.
Saussurea 227.
Savannen 167—171. 486 493.
Savannenbäume 479.* —486.
Savannenwald 400.*
Saxaul 181.
Saxifraga 129. 140. 214. 220. 221. 223. 224. 225. 235. 237. 238. 239. 240.
Scabiosa 502.
Schachtelhalm 36. 68. 185.
Schachtelhalmgewächse 63. 68.
Schafpflanze 233.
Schaftlobelien 389.* 430.
Schefflera 475.
Schein-Epiphyt 352.
Scheinstamm 419.
Scheinstengel 427.
Schildlausställe 383.
Schirmkrone 283.* 450. 451.*
Schirmkronig 449.
Schizolobium 447.
— excelsum 316.
— giganteum 318.
Schizolepis 78.
Schizoneura 69.*
— paradoxa 69.*
Schizostachyum 426.
Schlafende Knospen 324.
Schlangenknöterich 218.
Schlesien (Kreide) 92.
Schneeball, s. Viburnum opulus
Schneegrenze 220.
Schneetälchen 219.
Schonen 73.
Schopftrone 382.
Schottland 28.
Schraubenbäume 414.
Schraubenpalmen 414.
Schreitbkreide 21.
Schumewald 470.*
Schuppenbäume s. Lepidophyten
Schuttdecker 223.
Schutteblätter 299.
Schuttstauer 223.
Schutt überkriecher 223.
Schuttwanderer 223.
Schutzmittel gegen Verdunstung 440.
Schwärmerblumen 380.
Schwarzer Jura 21.
Schweden (Kambrium) 27.
— (ob. Kreide) 112.
— (Rät) 70.
Schweiz (Kreide) 94.
Sciadopitys 206. 211.
Scirpus 183. 184.
Scitamineae 264.
Scleria 511.
Scolithus 27.*
Scolopendrium 51.
Scrub 171.
Scyphantus 340.
Sedd 508.
Seerosengewächse 92. 101.

Segge 185.
Selaginella 406.
Selaginellites 57.
Sempervivum 134. 222.
Senecio 225. 227. 230. 503.
— Johnstonii 387.* 431.
Senftenberg 106. 108.
Senkerwurzeln 355.
Sequoia 82. 93. 97. 98. 107. 206.
— Couttsiae 97. 98.*
— gigantea 97.
— Langsdorfii 97. 98.*
— sempervirens 97.
Serjania 347.
Serra do Mar 195.
Sisalhanf 423.*
Sesleria 218.
Setaria verticillata 494.
Seymour-Insel 113.
Shorea 321.
Sibirien (Jura) 79.
Sigillaria Brardi 56.*
— elegantula 56.*
— elongata 56.*
Sigillarien 39. 55 ff.
—, sulcarische 56.
—, leioderme 56.
—, rhytidolepe 56.
Silberbaum 243.
Silberpappel 108.
Silberwurz 216.
— f. Dryas
Silene 144. 155. 221. 225. 237.* 238. 502.
Silur 20.
Silurflora 27 ff.
Silurkohlen 28.
Silybum 124.
Sinnpflanze 287.
Siphoneen (fossile) 28.
Sisymbrium 129.
Skolithen 27.
Strofulariazeen 304. 488. 493.
Smilax 173.
Smilakazeen 342.
Solanazeen 304. 350. 353. 356.
Soldanella 219.*
Solnhofen (Plattenkalke) 16. 80.
Sommereiche 208.
Sommerlaubfall 312.
Sonnentau 187. 375.
Sonneratia 292. 458.
Sonchronites 360
Spaltöffnung 157.
Spanisches Rohr 407.
Sparganium 184.
Spartium 173.
Spathoglottis plicata 396.
Spathodea 316.
— campanulata 304. 469.
Sphaerella 220.
Sphaerites 106.
Sphagnum 175. 185. 186. 187. 188. 236.
Sphenolepidium 82.
Sphenopteriden 44 ff.
Sphenopteridium dissectum 34.*
— furcillatum 28.*
Sphenophyllum 51 ff.* 63.
— cuneifolium 52.*
— myriophyllum 52.*
— speciosum 52.* 84.
— tenerrimum 53.
Sphenopteris 43. 47.
— adiantoides 8. Sph. elegans 45.
— Brongniarti 43.*
— Hoeninghausi 43. 45. 57.
— Karwinensis 45.*
— Larischi 46.
Sphingophilae 380.
Spinifex 179. 277.
— squarrosus 505.
Spinnenhauswurz 222.
Spirangium Jugleri 82. 83.*
Spitzbergen 78. 80. 107. 113.
Spondias 263.
Sporobolus 171.
Spreizklimmer 200. 338. 348. 400. 426. 432.
Srbsto 30.
Sseds des Nil 191.
Stochyotaxus 77.
Stammblütigkeit 323.
Stammbürtigkeit der Blüten 323.
Stammfukkulenten 373—374.* 442.
Standortsformationen 332.
Stangeria 75.
Stanhopea oculata 379.
Stapelia 167. 436. 437. 485.
Statice 178.
— aphylla 278.
Stechapfel 145.
Steigungsregen 272.*
Steinelche 208.
Steinflechten 220.
Steinkern 10. 36.
Steinkohlenflora 34 ff.
—, Allgemeines 59 ff.
Steinkohlenformation s. Karbon.
Stelechocarpus burahol 319.* 321.* 330.
Stelzwurzeln 460.
Steudnera 429.
Stenochlaena palustris 401. 405.
Stenophyllit 506.
Stenotaphrum dimidiatum 505.
Steppen 171—173. 486—494.
Steppenheren 505.
Steppenroller 506.
Sterculia 307. 313.* 393.* 443. 445. 483.
— Wigmanni 441.*
Stereospermum 492.
Sterkuliazeen 324. 383. 465. 469.
Stictocardia tiliifolia 305.
Stieleiche 208.
Stigmaria 38.*
Stinkfruchtbaum 324. 447.*
Stipa 132. 165. 171. 172.* 173. 277.
Storaxbaum 238.
Strahlenfang 298.
Strandgebölze 336.
Strandhafer 178.
Strandmoore 61.
Strauchsavanne 489.
Straußfarn 402.
Streitzia 420.
Strobilanthes 267.
Strombosia 448.
Struthiopteris germanica 402.
Strychnos 483.
Stützhilfe 337.
Stylocalamites 54.*
Suaeda 180.
Substitutarien = Leioderme Sigillarien.
Subtropischer Wald 201.
Sucherwurzeln 355. 356.*
Südafrika 63. 64. 101.
Südamerika 63. 64.
Sukkulenten 278. 280. 318.
Sukkulentenbusch 485.*
Sukkulenz 255.
Sumach 211.
Sumpfwälder 336.
Sumpfzypresse 193.
Sumpfzypressenfamilie (Taxodieen) 67. 97 ff.
Sumpfzypressen s. Taxodium
Sunda-Inseln 101.
Swamps 193.
Swedenborgia 78.
Sweertia 502.
Symbiose 372.
—, alternistische 372.
—, mutuelle 372. 378—383.
Sympetalen 89. 103.
Synözie 383.
Syringodendron 40. 56.
Taenlophyllum Zollingeri 364.
Taenlopteris 51. 66.
— Eckardti 66.*
— Münsteri 71.
Tamarindenbaum 394.*
Tamarindus indica 394.* 450. 483.
Tamarix 276.
Tanne s. Abies
Taśmanit 13.
Taubnessel 144.
Taxodieen 67. 97 ff.
Taxodium 93. 106. 193. 207.
— distichum 97. 98.*
Taxotrophis javanica 327.
Taxus 130. 204. 225.
Tectona grandis 317. 478.
Terminalia 451. 483.
— catappa 315.
Terra firme 199.
Terrassenwald 469.* 474.
Tertiär 21.
Tertiärflora (Allgemeines) 113.
Tete am Zambesi 63.
Tetracera fagifolia 340.
Tetraglochin 229.* 232.
Tetrastemma 324. 329.
Thaumatococus Daniellii 428.
Thaumatopteris 31. 32. 72.*
Themeda 424.
Theobroma 327.
— bicolor 327.
— cacao 318. 326.* 327.
Theophrasta 324.
Theophrastazeen 447. 449.
Thesium 502.
Thinnfeldia 71.*
Thuja 93.
Thujopsis 206. 211.
Thunbergia 387.
Thymus 175.
Thyrsopteris 79.
Tiere, Verbreitung durch 129.
Tierfressende Pflanzen 375—378.
Tillandsia 193. 231. 360. 423.
— incarnata 423.
Titicacabecken 231.
Tococa lanceolata 385.
Torf 185.
Torfdolomite s. coal-balls.
Torfmoore 109.
Torfmoos 175. 185. 186.
Torreya 2 6. 239.
Transpiration 156. 275.
Transpirationsschutz 356.
Trapa 102. 103.* 107. 109.
— natans 103.
— silesiaca 103.*
Träufelspitze 194. 288—289.*
Treculia 327.
Treiblaubfall 316.
Trema 514.
Trias 21.
Tribulus 132.
Trichomanes 400.
— Leprieurii 267.
Trichopitys 67. 77.
Trichoscypha 323.
Trifolium 226.
Trift 494.
Triglochin 178.
Trigonocarpus 58.*
Tripoli 105.
Tripterodendron 447.
Trisetum 218. 223.
Triticum 134.
Triuridazeen 368.
Trizygia speciosa 84.
Trochiliscus 27.*
Trockenwald 480.
Trockenzeit 271.*
Trommelbaum 451.
Trompetenbaum s. Catalpa
Tropaeolum 342.
Tropengewitter 273.
Tropische Wasser- und Sumpfvegetation 506—511.*
Tsuga 206. 211.
Tulpenbaum 91. 238. 239.
Tulipa 173.
Tumboa 165.
Tundra 236.
Tylodendron 59.*
Typha 184.* 510.
Typhonium cuspidatum 381.
Uapaca 480.
— Kirkiana 442.*
— nitida 255.*
Uhrfederranker 344.
Ulex 173.
Ulmannia 62. 66. 67.
— Bronni 66.*
— frumentaria 66.*
Ulmus 102.
Ulodendron 332.
Uncaria gambir 346.*
— sclerophylla 264.
Ungarn (Jurakohlen) 70.
Unona flagellaris 324.
Urgonschichten (unt. Kreide) 87.
Urostigma 380.
Urtikazeen 295. 356. 389.
Usnea 473. 476. 389.*
Utricularia 182.
Vaccinium 130. 185. 211. 224. 509.
Vallisneria 181.
Vanda 355.
— tricolor 356.*
Vanilla Rocheri 485.
Vanille 339.
Vargem (Varzia) 198.
Variszisches Gebirge 61.
Vegetationszonen 332.
Velamen 195.
Vellozia 169. 503.
Verbenazeen 304. 490.
Verbreitungsmittel 126—135.
Verdunstungsschutz 275—277.
Verkohlung 12.
Verlandung 184—185.
Vernonien 449. 450.
Veronica 144.
Verschiedenheit (bei fossilen Pteridophyten) 52.
Versteinerung, echte (Intusstruktion) 13.
Viburnum 104.
— opulus 104.
Vicia faba 331.
Victoria 182. 193.
— regia 510.*
Vikarierende Arten 140.
Viola 131. 227.
Violazeen 234.
Viscum 131.
— album 103. 369.
— articulatum 371.
Vitazeen 291. 304. 344. 346. 348. 355. 389. 432. 438.
Vitis 211.
Viviparie 134. 459.
Vochysiaceae 169.
Vogelnestfarn 290.*
Vogesen 224.
Voltzia 67. 68.*
— heterophylla 68.*
— Liebeana 67.

Volvaria 388.*
Vorläuferspitze 345.
Vorläufertrieb 343.*
Vossia 191.
Vriesea 196. 360. 423.
Wacholder 204.
— s. Juniperus
Wachsfeigenbaum 318. 324.
Wadi 496.
— Hof 155.*
Walchia 59.*
Waldgrenze 212. 501.*
Waldmeister 208.
Waldmoor 111.
Waldverwüstung 142—144.
Wallichia 420.
— disticha 407.* 410.
Walnußbaum 101. 107.
Waringin 445.
Warszowiczia 469.
Washingtonia 206.
Wasserfarne 52. 105.
Wassergewebe 363.
Wasserhyazinthe 192.
Wasserkelche 304.
Wasserknospen 304.
Wasserknöterich 152.
Wassernuß s. Trapa
Wasserparasiten 369.
Wasserpflanzen 181—182.
Wasserschlauch 375.
Wasserschutz der Früchte 307.
Wasserspeicherung 281.
— bei tropischen Feuchtpflanzen 301.
Wasserspeicherung bei Epiphyten 361—364.
Wasserversorgung 277.
— bei Wüstenpflanzen 283.
Wealdenflora 81. 82.
Wegerich 217.
Welchselia Ludovicae 82.
— reticulata 82.
Weiden 190.
Weimutskiefer s. Pinus Strobus.
Weingärtneria 151. 175.
Weinstock 107.
Weiße Blütenfarbe 307.
Weißer Jura 21.
Weißtanne 204.
Wellenfurchen (ripplemarks) 16.
Weltrichia 79.
Welwitschia 154. 165. 166.
Wermut 145.
Werneria 229.*
Wielandiella 76.* 83.
Wiesen 189.
Wiesenmoor 185.
Wightia 353.
Wildbeubänder 217.
Williamsonia 76. 79.
Windenfamilie 106.
Windepflanzen 338.
Windröschen 202.
Winterblume 202.
Wintereiche 208.
Wintergrün 208.
Wistaria 133.
Wolfsmilch 464.
Wolfia 182.
Wollbaum 199. 311.
Wollgras 187.
Worka 445.
Wundrefler 441.
Würger 353.
Würgerfeige 353.*
Wurmfarn 402.
Wurzelböden (unter Kohlenflözen) 61.
Wurzelkletterer 338. 350.* 361.*
Wurzelranken 340.
Wurzelschmarotzer 369.
Wüsten 154. 495—500.
Xanthium 124. 132.
Xanthorrhoea 418. 430.
Xanthosoma 429.
Xanthoxylum oxyphyllum 339.*
— tetraspermum 339.*
Xeromegathermen 249.
Xerophile Merkmale 156—157.
— Pflanzen 249.
Xerophyten 249.
Ximenia 130.
Xylocarpus 459.
Yellowstone-Park 14.
Yorkshire 79.
Yucca 163. 418. 430.
— aloifolia 418.
— brevifolia 418.
— filamentosa 438.
Zalacca 410.
Zamioculcas 428.
Zamiten 75. 82.
Zamites Feneonis 80.
Zantedeschia 429.
— aethiopica 510.
Zea mays 423.
Zechsteinflora 66.
Zeder s. Cedrus.
Zimtbäume s. Cinnamomum.
Zingiber 323.
Zingiberaceen 302. 304. 322. 426.* 427. 479.
Zerrissenkronig 449.
Zirbelkiefer 108. 204.
Zisternenepiphyten 356. 360.
Zistrose 173.
Zitterpappel 108.
Zizyphus 483. 492.
Zollikoferia 159. 160.*
Zuckerahorn 211.
Zuckerrohr 510.
Zweiglimmer 343.*
Zwergbirke s. Betula nana.
Zwergkiefer 212. 214. 242.
Zwergpalme 101. 410.
Zwickau (Karbon) 48. 64.
Zwiebelpflanzen 156. 172.
Zwischenfiedern 48.
Zwischeneiszeiten s. Interglazial.
Zycadaceae 261.
Zycadeen 74.*
— (tertiär) 106.
Zykadophyten 76.

Autoren-Register.

Adlerz 393.
Agricola 7.
Aldrovandi 129.
Arens, F. 369.
Aufrecht 397.
Avicenna 7.
Bates 382.
Beccari 128. 320. 324. 330. 335. 356. 362. 365. 368. 378. 380. 385. 399. 506.
Belt, Th. 386—398.
Bentham, G. 149.
Bergen, Jos. 262.
Bernard 439. 440.
Berry 87. 112.
Blackmann 301.
Blohfeld 310.
Blume 369.
Boehm 269.
Bonnier 214. 395.
Brandis 321.
Brockmann-Jerosch 240.
Brongniart 8.
Brown, Robert 148.
Buchanan 334.
Burbidge 376.
Burck, W. 381.
Buscalioni 298. 328. 329. 403.
Büsgen 355.
Busse 320. 365. 367. 476. 513. 514.
Candolle, A. de 151. 249.
Caspary 395.
Chapet 299. 355.
Clautrian 378.
Coaz 129.
Conwentz 99.
Cordia 8. 58.
Christ 218. 240. 400. 401. 404. 405.
Crüger, Hermann 345.
v. Danckelmann 512.
Darwin 120. 340. 355. 375.
Darwin, Francis 395.
Delpino 380. 382. 383. 395.
Detlefsen 301.
Detto 270.
Deuerling 192.
Diels 202. 233. 248. 291. 462. 483. 512.
Dingler 310. 316.
Döderlein 454.
Douvat-Jouve 129.
Drude 352.
Emin-Pascha 509.
Engelmann 264. 268.
Engler 139. 149. 151. 475. 486. 489.
Ernst, A. 125. 504.
Esser 324. 325.
Ewart 263. 264. 265.
Fesca 334.
Fickenden 440. 441.
Fliebrig, K. 226. 231.
Flador 302.
Fischer 315.
Fitting 282. 283. 366. 367. 462. 463. 496.
Fontaine 89.
Fracastro 7.
Freemann 440.
Fries, R. E. 227. 231. 233.
Geinitz, H. B. 8.
Gentner 267. 268.
Gesner 7.
Giesenhagen 355. 400. 475.
Gigliolt 270. 284.
Gilkay 253.
Glück 182.
Goebel 358. 359. 366. 403. 435. 437. 467.
Göppert 8.
Grisebach 146. 149. 234. 486. 496. 499.
Guppy 461.
Haberlandt 150. 255. 258. 273. 298. 300. 304. 330. 331. 340. 349. 358. 360. 367. 378. 407. 409. 411. 440. 443. 446.
Hallier 91. 306. 328.
Hann 272.
Harries 440.
Hart, J. H. 382.
Harwey, W. H. 149.
Heer, Oswald 67. 219.
Heinricher 376. 377.
Hemsley 149.
Hieronymus 226.
Hildebrand, W. 136.
Holtermann 312. 314. 316. 461.
Hooker, J. D. 138. 148—149. 243. 377.
v. Humboldt, A. 145. 146. 148. 149. 248. 418. 471.
Janse 379.
Jensen 376. 378.
v. Ihering, H. 390.
Johow 262 324. 327. 328. 368. 395.
Jungkuhn 479.
Jungner 273. 283. 307. 366.
Junker 474. 508.
Kandt 484.
Karsten 285. 362.
Keeble 299.
Kerner 130. 134. 266. 347. 397.
Kerner, v. Marilaun 393.
Kihlmann 234.
Klebs 310.
Klunzer 280.
Kniep 439.
Knorr 7.
Knuth 379. 383.
Knu 264. 285. 395.
Köhler 280.
Koorders 253. 304. 305. 335. 465. 514.
Köppen 249. 250.
Körner 264.
Körnicke 369 371.
Kraus 253. 441.
Krause 270.
Lagerheim 306.
Lariye 335.
Lauterbach 349.
Leclerc du Sablon 293.
Leeuwen 457.
Leibniz 7.
Leonardo da Vinci 7.
Lewis 316.
Liebig, Justus 395.
Lindley 8.
Linné 7.
Loureiro 407.
Luidius 7.
Lundström 393.
Marloth 268. 269.
v. Martius, K. F. Ph. 148. 194.
Matthaei, Gabrielle 301.
Mattirolo 331.
Mayr 206. 210. 211.
Meyen 226.
Meyer, Hans 490. 491.
Mohl 407.
Molisch 252. 302.
Möller 388. 390.
Müller, Fritz 311 316. 320. 321. 364. 380. 386.
Mylius 7.
Nachtigal 495. 499.
Nägeli 216. 440.
Nathorst 8. 18. 70, 234.
Neger 255. 307.
Neumayr 85. 113.
Nieuwenhuis, v. Urkull-Güldenbandt. 396. 398.
Oliver, D. 149.
Olsson-Seffer 440.
Ortlt 221.
Pallisy 7.
Passarge 335. 512.
Pechuel-Lösche 254. 273. 274. 335. 393. 395. 444. 445. 464. 471. 487. 491.
Penk, A. 240.
Pfeffer 301. 395.
Plagga 471.
Picabo 378.
Pick 264.

Pogge 471.
Pollacci 298.
Pöppig 226.
Porsch 378.
Potonié 335. 403.
Presl 8.
Raciborski 73. 305. 318. 345. 354. 403 479.
Reiche 226.
Rein 252.
Reinecke 402.
Reinke 268.
Renner 398.
Rettig 362. 389.
v. Richthofen, F. 335.
Ridley 355. 360.
Rikli, M. 173.
Rohlfs 278.
Rosen 445. 504 509.
Sachs 503.
Saporta, M. de 15. 108.
Sarasin 378.
Schenck 183. 337. 348. 504.
Schenk 8. 70.
Scheuchzer 7.
Schimper, W. Ph. 6. 8.
—, A. F. W. 150. 179. 311. 313. 315. 318. 320. 327. 330. 352. 356. 383. 386 —398. 451. 455. 462. 463. 469. 476. 483. 486. 504.
Schluz 493.
Schlagintweit 227.
Schleiden 142.
Schlotheim 8.
Schoute 409. 416.
Schröter 220, 222.
Schultze, Chr. Fr. 7.
Schumann 383. 385. 386.
Schweinfurth 192. 471. 474.
Schwendener 150. 439.
Scott 8.
Sernander 131.
Seward 8.
Sickenberger 282.
Sinclair 233.
Smith, A. M. 294.
Sonder, O. W. 149.
Spix, von 148.
Spruce 444.
Stahl 203. 264. 265. 266. 273. 274. 280. 285. 288. 295. 349. 435. 436. 437. 439. 463.
Sternberg, Graf 8.
Stoller 169.
Straßburger 415.
Stur 44.
Supan 250.
Theophrast 454.
Tischler 459.
Treub 125. 290. 304. 312. 344. 362 374. 440.
Trinchieri 324. 326. 331.
Tschudy 131.
Tyndall 270.
Ule 198. 199. 329. 344. 362. 389—398. 507.
Unger 151.
Vogler 128. 129. 131.
Volkens 150. 155. 270. 278. 281. 302. 310. 312. 313. 491. 492. 493. 495. 497. 499. 500. 503.
Volkmann 7.
De Vries 439.
Wahlenberg 248.
Walch 7.
Wallace 328.
Walther 68. 335.
Warburg 385. 398. 415. 416. 417. 454.
Warming 130. 144. 150. 234. 238.
Weberbauer 226. 228. 231. 503.
Webdell 226.
Weevers 263. 264. 440.
Went 253. 320. 352.
v. Wettstein 359. 378. 379. 383. 395.
Wiesner 248. 256. 262. 269. 273. 280. 286. 312. 370. 416. 424. 448. 469.
Wohltmann 334.
Wright 310. 313.
Zeller 8.

Lieferung 66 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 1 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. V. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 67 des „Leben der Pflanze“
Lfg. 2 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. L. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos-Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 68 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 3 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. O. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. B. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. B. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

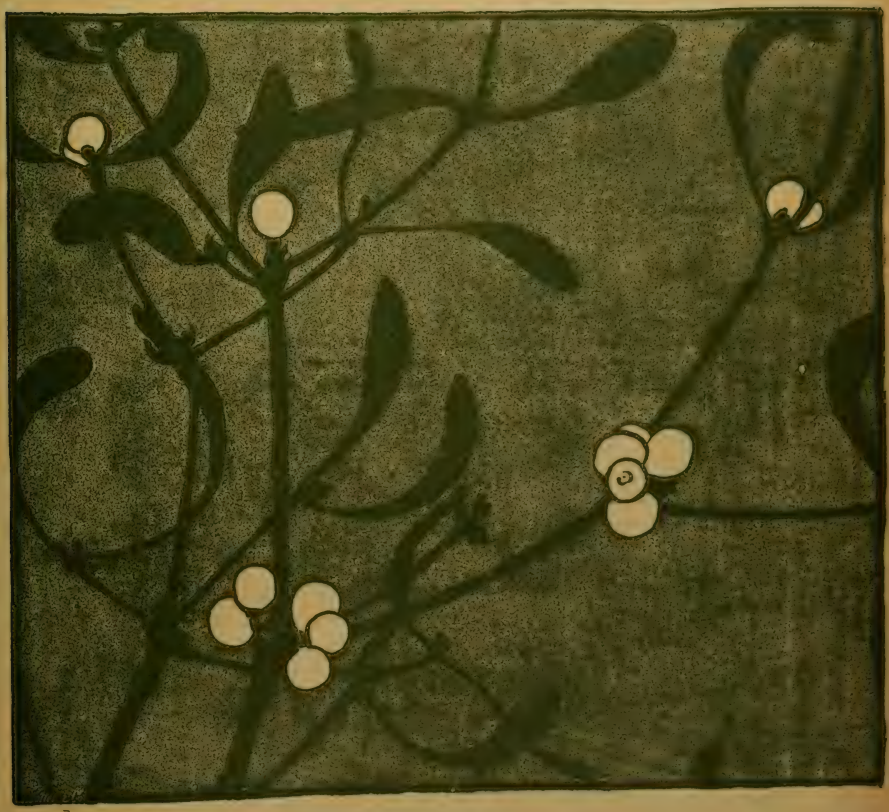
∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 69 des „Leben der Pflanze“
Lfg. 4 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.



Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.= Kl. 20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 70 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 5 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. O. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafel..

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 71 des „Leben der Pflanze“
Lfg. 6 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1·20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 72 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 7 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. V. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 73 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 8 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 74 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 9 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. B. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. B. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 75 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 10 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Fruwirth · Dr. W. Gothan · Dr. O. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 76 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 11 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Trunwirth · Dr. W. Gothan · Dr. U. Grafe · Prof. Dr. H. Haustath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = k 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 77 des „Leben der Pflanze"
Lfg. 12 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Truwirth · Dr. W. Gothan · Dr. O. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. R. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos-Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartendirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

Lieferung 78 des „Leben der Pflanze“
Lfg. 13 von Bd. VI

Das Leben der Pflanze

herausgegeben von

Prof. Dr. C. Truwirth · Dr. W. Gothan · Dr. O. Grafe · Prof. Dr. H. Hausrath · Dr. A. Koelsch · Willy Lange · Dr. K. Pilger · Dr. H. Winkler · u. a.

Dritte Abteilung:

Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Von Dr. W. Gothan.
Pflanzengeographie. Von Dr. R. Pilger.
Die Pflanzen der Tropen. Von Dr. H. Winkler.

Kosmos · Gesellschaft der Naturfreunde · M 1.– = K 1.20 h
Franckh'sche Verlagshandlung · Stuttgart ·

Das Leben d. Pflanze

Ein Gesamtbild des botanischen Wissens

Herausgeber und Bearbeiter: Prof. H. Brüggemann :: S. Ferenczi :: Prof. Dr. S. Fränkel :: Prof. Dr. C. Fruwirth :: Privatdozent Dr. W. Gothan :: Privatdozent Dr. V. Grafe :: Prof. Dr. H. Hausrath :: Dr. Ad. Koelsch :: Kgl. Gartenbaudirektor Willy Lange :: Privatdozent Dr. R. Pilger :: Prof. H. Schulz :: H. Welten :: Privatdozent Dr. H. Winkler

Band 6: **Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt und Pflanzengeographie** von Privatdozent Dr. W. Gothan und Privatdozent Dr. R. Pilger. za. 15 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Die Pflanzenwelt der Tropen. Allgemeinverständlich geschildert von Privatdozent Dr. H. Winkler. za. 20 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen sowie schwarzen Tafeln.

Band 7: **Der Garten.** Seine Entwicklung zu neuzeitlicher Gartenkunst von Kgl. Gartendirektor W. Lange. za. 13 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Die Pflanzen der Feldwirtschaft. Von Professor Dr. C. Fruwirth. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Der Obstbau. Geschichte und Lehren des Obstbaues von Prof. H. Schulz. za. 5 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und Tafeln.

Der Wald als Kultur und Wirtschaftsobjekt. Von Professor Dr. H. Hausrath. za. 8 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und schwarzen wie farbigen Tafeln.

Band 8: **Die Verwertung der pflanzlichen Produkte.** Bearbeitet von Prof. H. Brüggemann, S. Ferenczi, Prof. Dr. S. Fränkel, Privatdozent Dr. V. Grafe, H. Welten. za. 35 Bogen. Mit zahlreichen Abbildungen und farbigen wie schwarzen Tafeln.

Bd. 7 u. 8 erscheinen auch unter dem Titel „Die Pflanzen und der Mensch".

Jeder Band kommt in 13 Lieferungen zu M 1.– zur Ausgabe. — Band 7 und 8 erscheinen in der Lieferungsausgabe nebeneinander. — Der Ladenpreis des in Halbleder gebundenen Bandes ist M 15.—. — Ausführliche Prospekte durch den Verlag.

∴ Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart ∴

New York Botanical Garden Library
3 5185 00244 180